Pr 260 C.1

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XL

FASCICULE 4

Yves BOULIGAND

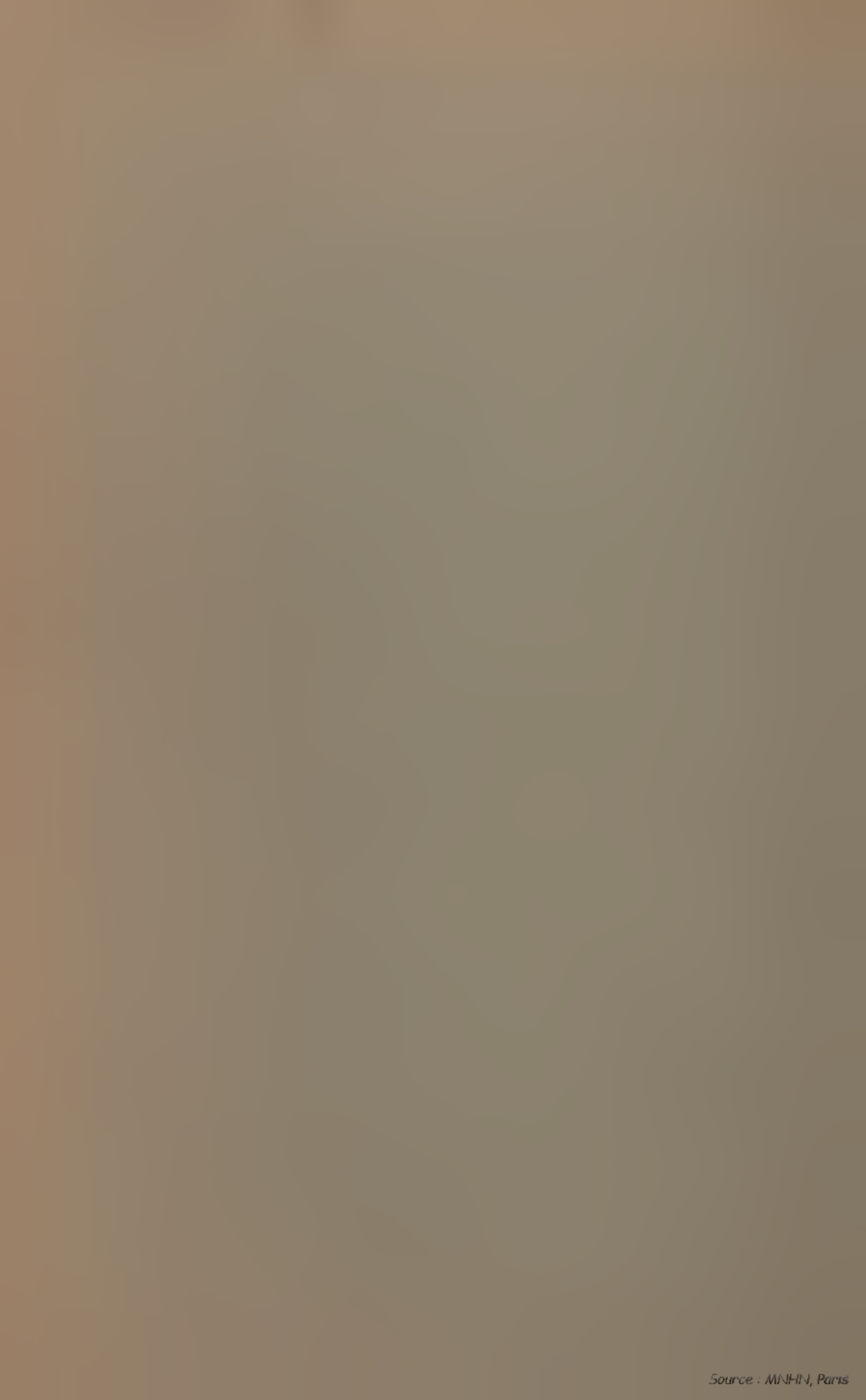
LE TÉGUMENT DE QUELQUES COPÉPODES ET SES DÉPENDANCES MUSCULAIRES ET SENSORIELLES

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1966

BIB. DU MUSEUM

Source MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Y. 260 C1

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A. Zoologie. Tome XL. Fascicule 4.

LE TÉGUMENT DE QUELQUES COPÉPODES ET SES DÉPENDANCES MUSCULAIRES ET SENSORIELLES

par Yves BOULIGAND

Les Copépodes libres et les espèces parasites non déformées ont une cuticule, des muscles et des terminaisons sensorielles toujours construites selon les mêmes architectures; cette unité n'existe plus pour l'épicuticule et les muscles chez certains parasites très déformés; ces résultats ont été acquis à la suite d'observations faites en microscopies optique et électronique sur un matériel déjà étudié en morphologie et qui toutefois reste encore trop restreint pour tirer des conclusions franchement générales.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les espèces étudiées comprennent des formes libres, semi-parasites et parasites : une espèce libre d'eau douce *Acanthocyclops viridis* (JURINE), un représentant du plancton marin *Clausocalanus arcuicornis* DANA, un semi-parasite peu déformé inféodé à *Pteroides griseum* BOHADSCH, Octocoralliaire méditerranéen, à savoir *Lichomolgus pteroidis* (DELLA VALLE) espèce choisie pour sa régularité de récolte à Banyuls-sur-Mer; *Ascidicola roseus* THORELL, *Notopterophorus elongatus* BUCHHOLZ, très communs dans la cavité branchiale de *Phallusia mammillata* (CUVIER); le *Notopterophorus* porte, conformément à son nom, de grandes expansions aliformes développées au niveau des métamères thoraciques; enfin diverses espèces de *Lamippidae*, parasites de la cavité gastrovasculaire des Octocoralliaires et en particulier *Lamippe rubicunda* (OLSSON), *L. faurei* (BOULIGAND et DELAMARE), *L. aciculifera* de ZULUETA et *Linaresia mammillifera* de ZULUETA.

La figure 1 de ce mémoire donne une idée des habitus des principaux parasites examinés; sur le schéma *a*, la disposition des Lamippides dans l'hôte est précisée.

La morphologie articulaire a été étudiée sur des spécimens fixés dans l'alcool à 70° et éclaircis soit dans l'acide lactique pur, soit dans le baume de Marc-André (LANGERON, 1942, p. 930) en utilisant le premier mélange; les montages ont été effectués soit dans l'eau, soit dans la glycérine pure, soit dans le second mélange de MARC-ANDRÉ (cf. BOULIGAND, 1960 a, b).

Le matériel destiné aux observations de microscopie optique a été fixé dans les mélanges communément appelés BOUIN alcoolique, REGAUD

RIBL DU MUSEUM D'HIST NATUR.

Source : MNHN, Paris

et Champy (cf. Langeron, p. 367-394). Pour la microscopie électronique, le matériel a été fixé dans des solutions de OsO_4 ou MnO_4K à 2 % tamponnées à pH 7,3 par le véronal sodique; les inclusions ont été faites dans l'araldite et les coupes examinées avec deux microscopes RCA EMU 3C et 3F. Les coupes ont été contrastées en général par immersion pendant trois minutes dans une solution alcoolique d'acide phosphotungstique à 2 % environ et additionnée de quelques gouttes d'acétone.

RÉSULTATS

La cuticule des Copépodes.

Chez les Copépodes libres et les espèces peu déformées, la cuticule comprend des zones sclérifiées, représentant la presque totalité de la surface du corps, et des zones articulaires plus souples et moins épaisses; dans les zones sclérifiées, l'épicuticule a une épaisseur dont les variations sont difficiles à préciser en fonction de la morphologie; elle est constituée d'une couche superficielle de 100 à 300 Å, très dense aux électrons après fixation osmiée (fig. 2, *a*, pl. II, *b*, *s*); cette couche est ornée parfois de microtubules la parcourant en tous sens *(Lichomolgus pteroidis*; fig. 2, *b*, pl. X, *a)*; chez plusieurs Cyclopoïdes d'eau douce, nous avons observé l'existence de petites sphères très denses réparties au contact de cette couche et nous en ignorons l'origine; Fahrenbach (1963) a réalisé des observations comparables. L'épicuticule comporte également une couche inférieure moins dense aux électrons dans les mêmes conditions de fixation et dont l'épaisseur varie entre 100 et 1 500 Å selon les différents territoires étudiés (fig. 2, *a*, ep; pl. II, *b*, ep).

La procuticule est beaucoup plus développée; chez *Acanthocyclops viridis*, de nombreux niveaux de coupe ont montré que l'on peut y distinguer nettement une couche supérieure où les strates sont plus épaisses et moins nombreuses que dans la couche inférieure (fig. 2, *a*, pl. I; pl. II, *b*, pI, p2); cette distinction n'apparaît pas à tous les niveaux du corps et elle n'a pu être établie dans les cuticules de *Lichomolgus* et *Ascidicola*.

La procuticule des Copépodes libres ne renferme pas de canalicules verticaux, c'est-à-dire perpendiculaires à la direction de celle-ci, pl. I, pl. II; la cuticule est mince (quelques microns) et présente des variations locales d'épaisseur, mais pas de canalicules poreux ou « pore canals ». Si les coupes ont une direction oblique par rapport au plan de la cuticule, l'examen au microscope électronique révèle des séries d'arceaux fibreux parallèles constituant les strates de la couche externe (fig. 2, *a*; pl. I; pl. II, *b*); ces figures sont obtenues régulièrement chez *Acanthocyclops viridis* et chez *Clausocalanus arcuicornis*; ces arceaux sont semblables à ceux que nous avons analysés récemment chez les Crustacés supérieurs (1965). Ces structures existent également chez *Lichomolgus* et *Ascidicola* mais y sont moins manifestes. Une coupe franchement normale à la cuticule montre que les structures fibrillaires responsables des aspects en arceaux sont horizontales c'est-à-dire parallèles à la cuticule. On distingue des filaments clairs, chitineux probablement, et des filaments intermédiaires plus denses aux électrons et représentant très certainement la fraction protéique de la

Source : MNHN, Paris

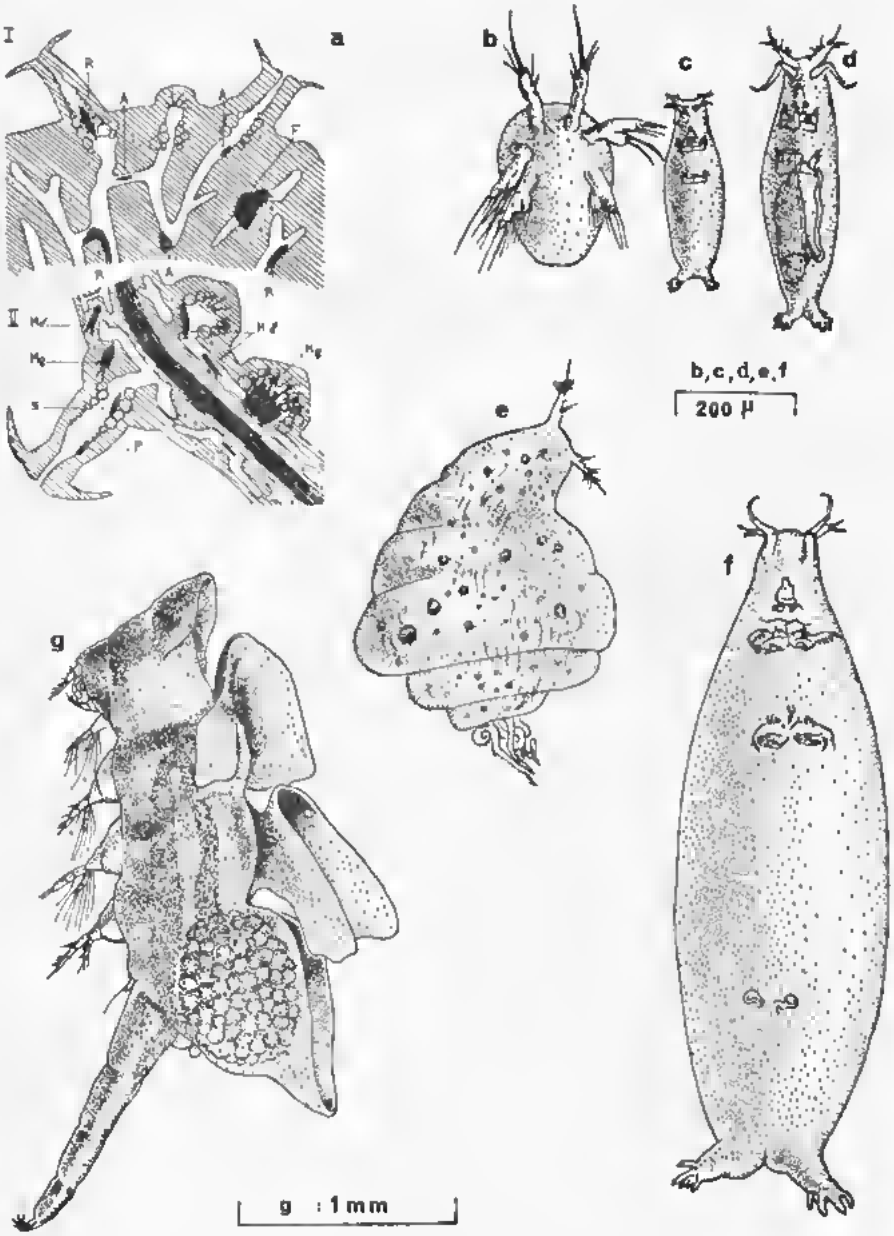


FIG. 1.

a : localisation des Lamippides dans leur hôte Octocoralliaire; *I* : *Alcyonium palmatum* renfermant des *Lamippe rubicunda* (R), *L. aciculifera* (A) et *L. faurei* (F) situés dans la cavité gastrovasculaire ou dans les polypes; *(II)* : *Paramuricea chamaeleon*, avec son axe corné, où l'on trouve *Lamippe parva* (P), *L. setigera* (S) et *Linaresia mammillifera* (M ♂ et M ♀ : mâles, femelles adulte et juvénile); *b, c, d, f* : nauplius, stade juvénile, mâle et femelle de *Lamippe aciculifera*; *e* : *L. rubicunda* contracté; *g* : *Notopterophorus elongatus* d'après Buchholz.

Source : MNHN, Paris

cuticule. Chez *Acanthocyclops viridis*, nos documents ne témoignent pas de structures en arceaux dans la couche profonde de la cuticule qui y apparaît souvent de nature granuleuse, l'ensemble étant stratifié (fig. 2, *a;* pl. I; pl. II, *b*); des arceaux s'y observent au contraire chez *Clausocalanus arcuicornis* où l'on remarque en fait deux réseaux d'arceaux entrecroisés, les arcs d'un réseau recoupant les rebroussements du second (fig. 2, *c;* pl. II, *c*).

Au niveau des articulations, l'épicuticule est également constituée d'une couche dense aux électrons; la couche interne peu dense est de même plus ou moins développée selon les secteurs étudiés; la procuticule présente des séries d'arceaux fibreux très nets mais sans la régularité géométrique qui caractérise les zones sclérifiées (pl. II, *a;* pl. XI); nous ne pouvons établir l'existence générale d'une différenciation en deux couches dans la procuticule articulaire.

De nombreuses espèces commensales, semi-parasites et parasites, sont à ranger dans cette catégorie de Copépodes à cuticule presque entièrement sclérifiée dont la croissance se fait par mues régulières séparant les différents stades Nauplius, Métanauplius, Copépodites et adultes.

La cuticule des Copépodes très déformés diffère de celle des espèces libres, ou peu modifiées par le parasitisme, par la prédominance des zones souples dont nous ne pouvons préciser, dans bien des cas, si elles correspondent à un développement particulièrement étendu du secteur articulaire; les zones rigides sont réduites à de petits sclérites dont les limites sont généralement très bien définies chez les Lamippides. Il peut arriver que ces limites soient peu nettes; la femelle adulte de *Linaresia mammillifera* s'écarte à ce point de vue des autres Lamippides; l'absence de vastes surfaces sclérifiées n'empêche pas l'existence de structures morphologiques bien définies dans certains secteurs de la cuticule souple. Les insertions des muscles longitudinaux chez les Lamippides ont des emplacements bien déterminés; certains de ces muscles sont attachés en des points non sclérifiés de la région moyenne du corps; dans ce même groupe, certaines papilles ont des dispositions précises tout en étant situées dans des zones écartées de toutes structures sclérifiées.

Chez *Nolopterophorus elongatus*, des structures en séries d'arceaux permettent de reconnaître la procuticule en dehors des zones alaires (fig. 2, *d*); l'épicuticule y est toujours très développée et comprend une couche peu dense aux électrons limitée par un fin revêtement plus opaque et très ondulé; on n'observe pas d'arceaux dans la cuticule des expansions latérales et l'épicuticule y forme à elle seule l'épaisseur de la cuticule (pl. IV, *c*).

Chez les Lamippides, la procuticule est bien définie au niveau des sclérites et y est stratifiée (pl. III, *a*, *b*); toutefois, rien ne nous permet de la différencier en deux couches externe et interne; nous n'y avons jamais décelé de structures en arceaux. La procuticule des sclérites se trouve sous l'épicuticule en contact au même niveau avec une couche non stratifiée, sans limite nette, et de densité aux électrons intermédiaire entre celles de l'épicuticule et des sclérites (fig. 2, *f;* pl. IV, *a*); on observe également des zones de transition continue entre la procuticule proprement dite et cette couche non stratifiée (pl. III, *b*). Ces transitions correspondent aux limites localement floues de certains sclérites qui rendent ainsi délicate l'étude morphologique.

Source : MNHN, Paris

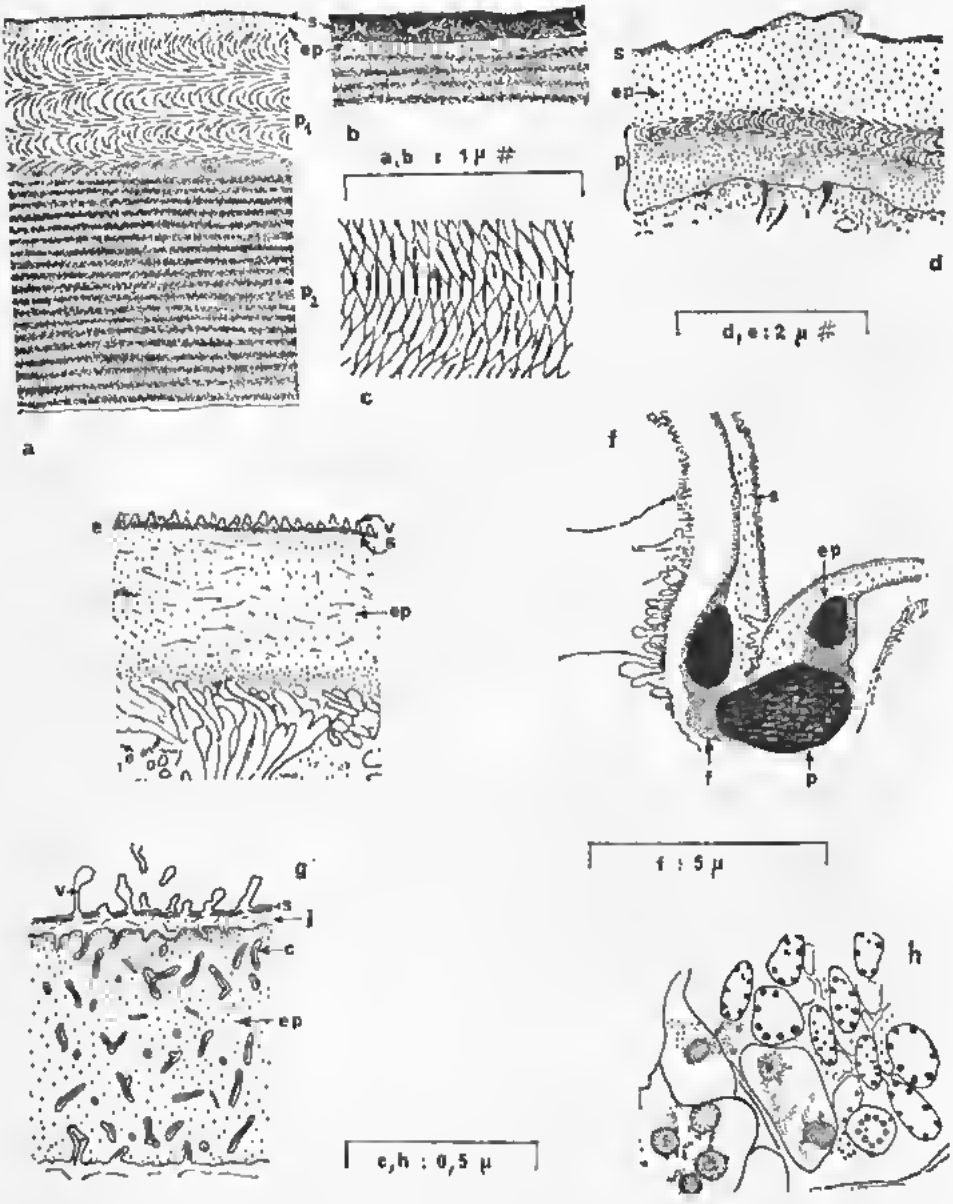


FIG. 2.

a : coupe schématique de cuticule d'*Acanthocyclops viridis* ; *b* : épicuticule de *Lichomolgus pteroidis* ; *c* : coupe oblique de la couche profonde de la procuticule de *Clausocalanus arcuicornis* ; *d* : cuticule du corps de *Notopterophorus elongatus* femelle adulte ; *e* : cuticule de *Lamippe aciculifera* ; *f* : cuticule et sclérites de *L. rubicunda* ; *g* : cuticule de *Linaresia mammillifera* femelle adulte ; *h* : coupe de terminaisons sensorielles de *Lamippe rubicunda* ; *c* : canalicule à filament axial ; *ep* : épiculicule ; *f* : structure dense aux électrons au niveau et en continuité de la procuticule ; *j* : espace séparant la membrane superficielle de l'épicuticule et la couche essentielle de celle-ci ; *p* : procuticule ; p_1 et p_2 couches externe et profonde de la procuticule ; *s* : structure superficielle et dense aux électrons de l'épiculicule.

Source : MNHN, Paris

L'épicuticule présente de nombreuses variations chez les espèces étudiées; nous allons les décrire, mais nous ferons observer immédiatement que ces documents n'apportent rien de général sur l'épicuticule des espèces parasites qu'il serait intéressant d'étudier dans tous les groupes. Les dispositions fibrillaires de la procuticule sont probablement, à peu de chose près, les mêmes dans toutes les familles alors que les ultrastructures épicuticulaires sont très diversifiées et liées étroitement à la biologie des espèces.

La cuticule des ailes des *Notopterophorus elongatus* ♀ est réduite à l'épicuticule comprenant un revêtement mince opaque aux électrons et plus ou moins festonné, incrusté çà et là de granules très opaques et une couche peu dense comprenant de nombreux filaments enchevêtrés et dispersés dans une masse hyaline (pl. IV, *c*).

La cuticule de *Lamippe rubicunda* a une structure identique mais la surface extérieure, plus finement ondulée, est saupoudrée de nombreux granules formant une mince couche P.A.S. positive (pl. III; pl. IV, *a*). La cuticule de *Lamippe aciculifera* est limitée par des petites villosités rangées avec régularité (fig. 2, *e;* pl. V, *a*, *b*); la cuticule de *Linaresia mammillifera* est épaisse au niveau du corps et s'amincit sur les expansions latérales dans les régions les plus distales; la surface externe est différenciée en petites villosités qui s'appliquent aux cellules de l'Octocoralliaire hôte (pl. VI; pl. VII, *c*); la zone de villosités recouvre une couche plus épaisse sidérophile parcourue par de nombreux canalicules inframicroscopiques contenant chacun un filament axial (fig. 2, *g;* pl. VII, *b*); sur les coupes, on observe exclusivement au niveau de cette couche des petites aiguilles dispersées (pl. VII, *b*).

Les cellules tégumentaires ont des structures très variées dont l'interprétation est encore loin d'être acquise; notons quelques faits : la cuticule dorsale des Cyclops est tapissée par un épiderme dont les cellules sont riches en mitochondries énormes (3 à 5 μ) à crêtes et tubules (pl. IX, *b*). Chez les Lamippides, la membrane plasmique externe des cellules épidermiques est repliée et contournée en festons et villosités très nombreuses (fig. 2, *e*, *f*; pl. V, *a*); ce caractère est moins évident dans les cellules à tonofilaments qui retiennent les muscles à la cuticule.

Les terminaisons sensorielles.

Les coupes des appendices antérieurs des Copépodes permettent d'observer des terminaisons nerveuses d'architecture à symétrie radiée; l'ordre de la symétrie est souvent 9, mais il varie entre 8 et 11, comme on pourra s'en rendre compte par l'examen de la planche VIII. Ceci conduit naturellement à comparer ces structures à des dérivés centrosomiens. Indiquons que des recherches ont été faites sur les extrémités sensorielles des Insectes et que des configurations voisines de celles présentées ici ont été décrites et assimilées pour les mêmes raisons à des architectures centrosomiennes (Slifer et coll., 1961, 1964).

Les dépendances musculaires.

Les muscles sont striés dans la très grande majorité des cas étudiés (pl. IX, *b*); cependant, chez une espèce très déformée par le parasitisme, *Linaresia mammillifera*, dont la motilité est très faible chez le mâle et semble

Source : MNHN, Paris

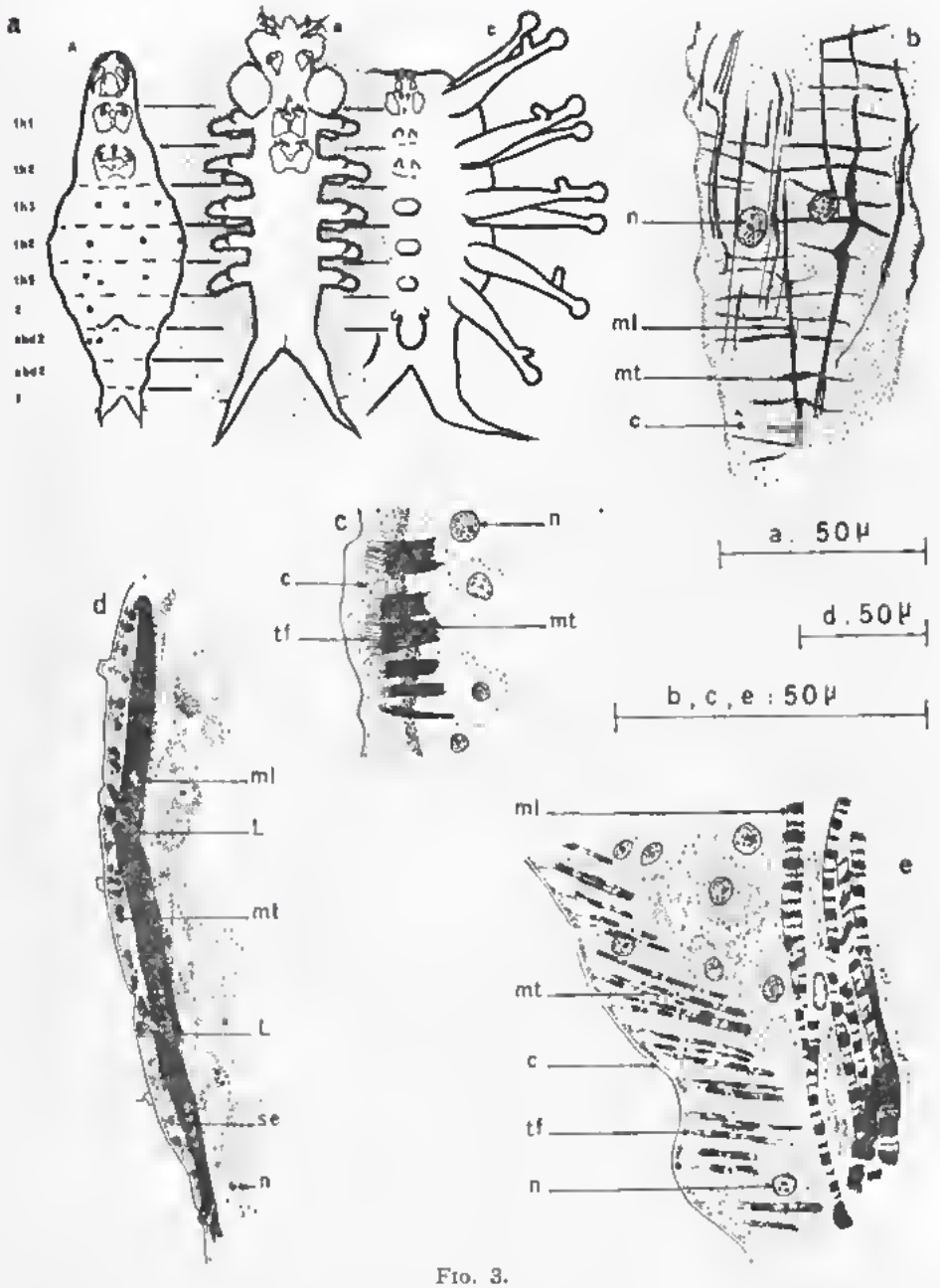


FIG. 3.

a : segmentations comparées de *Lamippe faurei* (A) et de *Linaresia mammillifera* jeune femelle (B) et femelle adulte (C); *th 1* à *th 5 :* segments thoraciques; *g :* segment génital; *abd. 2* et *3 :* segments abdominaux; *f :* furca; *b :* coupe tangentielle de *Linaresia mammillifera* mâle; aucune striation n'est visible sur les myofibrilles; *c :* coupe oblique parallèle à l'allongement de l'animal effectuée chez *Lamippe faurei; d :* coupe longitudinale, normale à la cuticule chez *L. faurei;* la disposition des myofibrilles séparées par des disques L est parallèle à l'agencement des papilles tégumentaires; la striation des myofibrilles est partiellement estompée; e: coupe oblique parallèle à l'allongement de l'animal chez *L. rubicunda;* la striation est nette; on observe l'alternance des stries Z et des disques sombres; *c :* cuticule; *L :* disque ligamentaire au sein d'un muscle longitudinal; *ml :* muscle longitudinal; *mt :* muscle transversal; *n :* noyau; *se :* striation estompée; *tf :* tonofibrilles.

Source : MNHN, Paris

presque entièrement abolie chez la femelle, les fibres musculaires sont particulièrement ténues et aucun moyen d'observation optique ne permet de révéler une quelconque striation dans la plupart des fibrilles (fig. 3, *b*). Chez une autre espèce, *Lamippe faurei*, la striation existe mais apparaît assez confuse et sur coupe colorée par l'hématoxyline ferrique, il n'y a pas de contraste net entre les disques clairs et les disques sombres (fig. 3, *c*, *d*). La musculature apparaît donc lisse chez certains Copépodes; d'autres espèces ont une musculature qui fait la transition entre les états lisse et strié. A l'échelle des ultrastructures, ce passage comporte plusieurs étapes.

Chez les Cyclopoïdes, la musculature squelettique est faite de fibres caractérisées par un agencement hexagonal des myofilaments épais (myosine) et fins (actine) qui composent les myofibrilles (fig. 4, *a*, *c*). Un myofilament fin est intercalé entre deux myofilaments épais et tubulaires; cette disposition correspond à une proportion de trois filaments fins pour un filament épais. Les muscles des Copépodes sont donc comparables aux muscles du vol des Insectes mais s'en distinguent par la présence, au sein des myofibrilles, de prolongements tubulaires et vésiculaires du reticulum endoplasmique (fig. 4, *c*, *d*) dont nous avons observé en outre les relations de continuité avec la strie Z et la membrane sarcoplasmique (Bouligand, 1962).

Lamippe rubicunda (fig. 3, *e*), *L. aciculifera* et les jeunes femelles de *Notopterophorus elongatus* possèdent des fibres musculaires striées dont les filaments fins et épais sont interdigités; les coupes transversales donnent une disposition où, localement, apparaît un réseau hexagonal généralement estompé; en coupe longitudinale, la strie Z apparaît dissociée en de nombreux éléments et ne forme pas la structure bien continue visible dans les muscles des Cyclops.

Ces caractères sont encore plus accusés chez *Lamippe faurei*. Dans les ailes de la femelle de *Notopterophorus elongatus* existe un tissu composé de cellules dont la forme et les dispositions sont très irrégulières; jointives çà et là (pl. IV, c), ces cellules ménagent de grands espaces extracellulaires; leur cytoplasme renferme de nombreux filaments creux dont l'aspect est comparable à celui des neurofilaments (Bouligand, 1962) dans les axones des cellules nerveuses (fig. 4, *e*, *f*). Certains secteurs cytoplasmiques sont très riches en ces filaments qui sont alors tassés les uns contre les autres. Un seul type de filaments est mis en évidence dans ce tissu. On peut trouver des dispositions intermédiaires entre ce tissu et les muscles du corps.

Fig. 4.

a : schéma d'un sarcomère, c'est-à-dire de l'intervalle compris entre deux stries Z consécutives d'une fibrille musculaire striée; un disque sombre est constitué de filaments épais (tubulaires sur toute leur longueur à l'exception de leur zone médiane); entre ces filaments s'intercalent des filaments fins attachés aux stries Z; *1*, *2* et *3* représentent trois niveaux de coupe transversale avec l'agencement relatif des filaments fins et épais; *b* : on a schématisé en A, B et C les trois états possibles de contraction des sarcomères après fixation; dans un sarcomère non contracté, les deux faisceaux opposés de filaments fins laissent subsister entre eux une zone H qui en est dépourvue; dans un sarcomère contracté, cette zone est très étroite; elle est remplacée par une bande sombre de contraction dans les sarcomères très contractés résultant de l'entrecroisement des deux faisceaux de filaments fins; *c* : coupe d'une fibrille striée d'*Acanthocyclops viridis*; le double agencement hexagonal est interrompu au niveau de tubules longitudinaux de reticulum endoplasmique; *d* : muscle strié d'un appendice du complexe buccal; le réseau hexagonal est estompé et la proportion des filaments fins aux filaments épais est plus élevée; *e*, *f* : deux aspects du tissu observé dans les ailes de *Notopterophorus* femelle adulte.

Source : MNHN, Paris

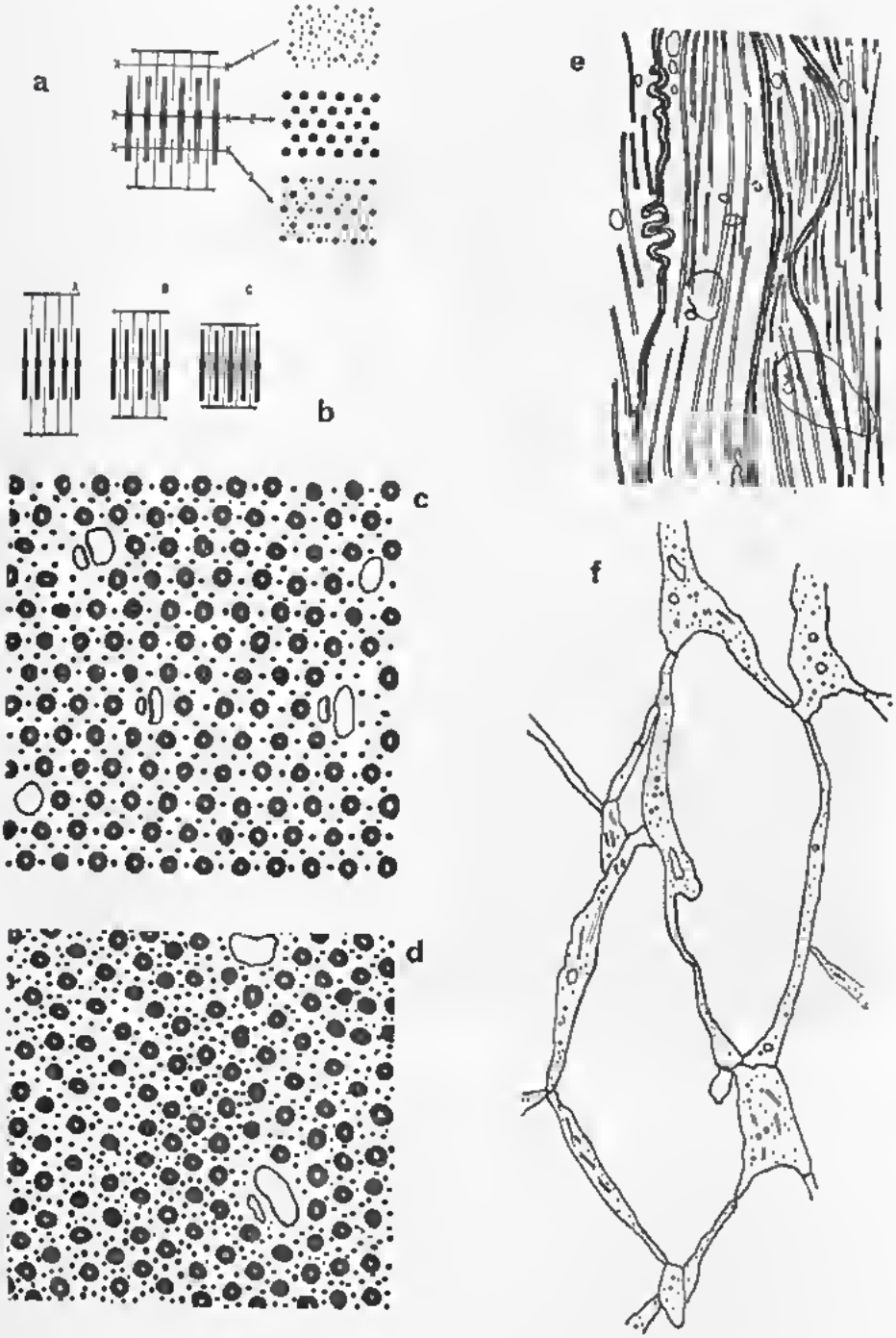


FIG. 4

Source : MNHN, Paris

Dans un mémoire récent (1962), nous avons étudié les éléments tonofibrillaires chez les Copépodes libres; les muscles sont attachés à la cuticule par des tubules que nous avons appelés tonofilaments (pl. IX, *b*; pl. XI). Les tonofibrilles sont des groupements plus ou moins bien individualisés de ces éléments qui ne présentent pas de relations de continuité avec les filaments qui constituent les myofibrilles : une importante double membrane, définissant un intervalle de 300 Å d'épaisseur et contenant des microstructures granuleuses disposées avec plus ou moins de régularité, sépare les tonofibrilles et les myofibrilles qui y sont attachées au niveau d'une strie Z (fig. 5, *c*); cependant il existe entre cette strie Z et la double membrane un intervalle constitué par des filaments fins (fig. 5, *d*; pl. IX, *b*); dans certaines attaches musculaires, cet intervalle est considérablement développé.

Les tonofilaments sont liés par groupes de dix ou davantage à des invaginations de la membrane plasmique externe (fig. 5, *a*, *b*; pl. X, *b*, *c*); les cellules à tonofilaments sont bien différenciées au sein des cellules épidermiques. Les invaginations à tonofilaments présentent une structure axiale qui se prolonge dans la cuticule (fig. 5, *a*; pl. IV, *b*, *c*; pl. XI).

Les cellules à tonofilaments ne sont pas sensiblement modifiées chez les parasites : le tégument des Lamippides est tapissé par une puissante tunique comprenant des fibres transversales formant une musculature circulaire (fig. 5, *g*) et quelques fibres longitudinales (fig. 4, *e*); les fibres transversales sont attachées çà et là par des tonofibrilles bien conformes au type que nous venons de décrire; les tonofilaments sont groupés essentiellement au niveau des stries Z des fibres transversales (fig. 5, *f*; pl. V, *b*). Le tissu fibreux des ailes de *Nolopterophorus* est attaché à la cuticule par des cellules à tonofilaments bien typiques.

Les muscles longitudinaux des espèces libres et parasites peuvent présenter des interruptions sous forme d'un disque lié à la cuticule (pl. IX, *a*) par des relations que nous n'avons encore pu préciser; de tels disques, dans lesquels les extrémités des myofibrilles forment des indentations (fig. 5, *e*), existent également dans les muscles des parasites très déformés; chez les formes libres ces disques existent seulement au niveau des limites séparant deux métamères successifs. Nous avons pu vérifier que, chez les espèces très déformées (fig. 3, *d*), dont les limites métamériques sont abolies dans la morphologie, ces disques constituent des repères très précis des frontières segmentaires (fig. 3, *a*, A, B, C).

FIG. 5.

a : structure de l'insertion des tonofibrilles dans la cuticule; *1*, *2* et *3* : coupes transversales à différents niveaux; *b* : aspect de ces insertions en coupe longitudinale; *c* : jonction tonofibrilles-myofibrilles par une quadruple membrane interposée; la strie Z de la myofibrille est située contre cette double membrane; *d* : un large intervalle sépare souvent la strie Z de cette quadruple membrane; *e* : structure d'un disque ligamentaire reliant deux fibres longitudinales à la limite de deux segments consécutifs; *f* : insertion d'une fibre musculaire circulaire par des tonofibrilles situées au niveau d'une strie Z chez *Lamippe aciculifera*; *g* : coupe transversale chez *L. aciculifera* démontrant la disposition des fibres transversales constituant la tunique musculaire circulaire; *dm* : double membrane limitant l'extrémité d'une fibre musculaire; *ep* : épicuticule; *h* : hypoderme = épiderme; *it* : invagination de la membrane plasmique externe à laquelle sont liés les tonofilaments; *L* : disque ligamentaire; *mf* : myofibrilles; *ml* : musculature transversale; *o* : ovaire; *ov* : oviducte; *p* : procuticule; *tf* : tonofilaments; *v* : villosités.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

Nous avons interprété dans une note antérieure les figures en séries d'arceaux qui apparaissent en coupe oblique dans de nombreuses cuticules d'Arthropodes; de telles images ont été publiées pour la première fois à

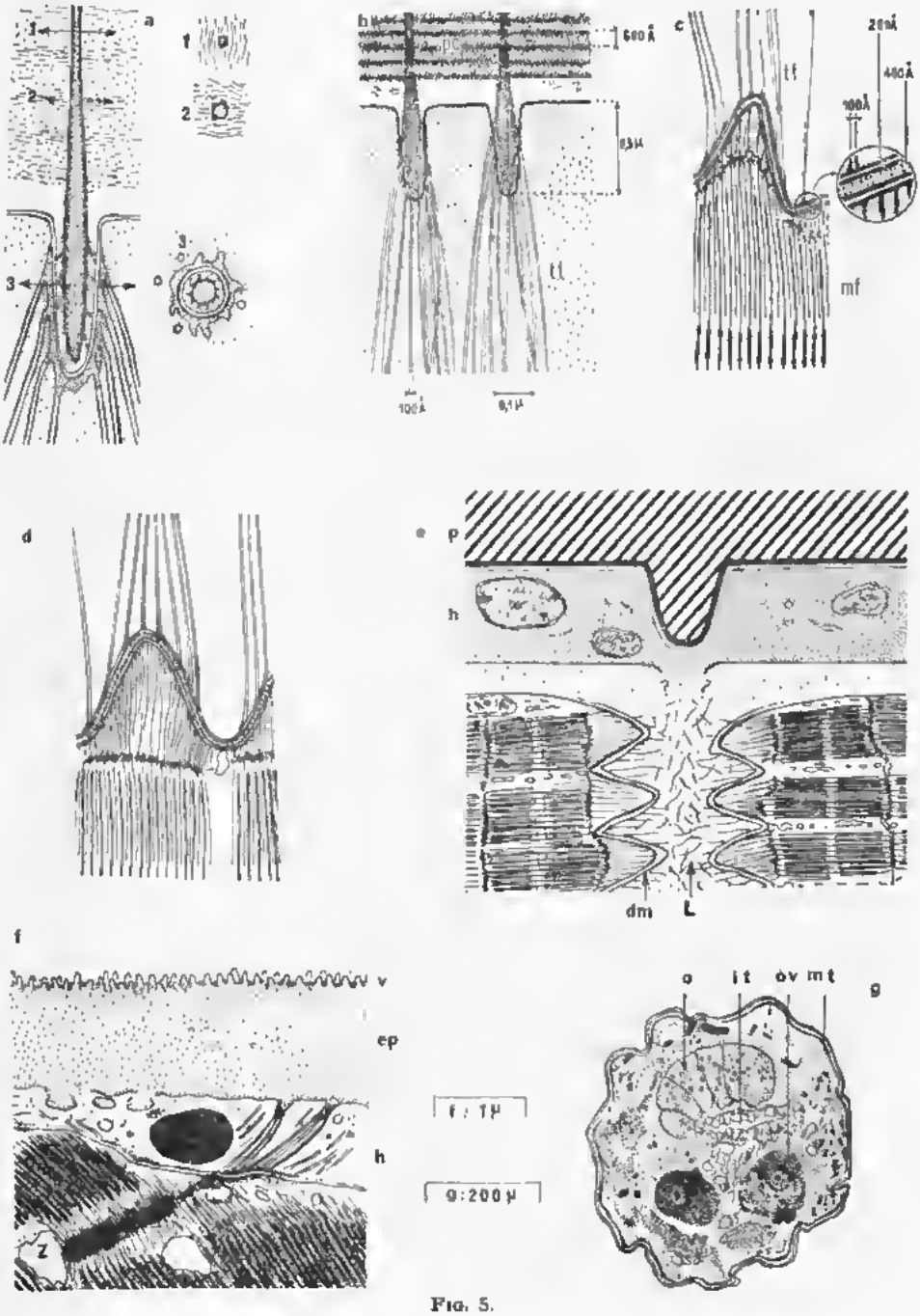


Fig. 5.

Source : MNHN, Paris

notre connaissance par Silvestri, en 1903, dans un mémoire consacré aux Diplopodes. Biedermann (1902), Hass (1916) et Schmidt (1924) mentionnent l'existence de dispositions fibrillaires en arceaux chez les Insectes et les Crustacés supérieurs; Langner (1937) reprend les recherches sur la cuticule des Diplopodes et donne des images précises en coupe oblique; Drach (1939) représente l'aspect des canalicules poreux en section oblique et leur allongement selon des lignes disposées en arceaux chez les Crustacés Décapodes; plus tard, cet auteur complète ces résultats par des données de microscopie électronique (1953); Locke (1961) publie de très belles micrographies électroniques de cuticule d'Insecte renfermant des séries régulières d'arceaux; d'autres auteurs ont publié depuis de telles images chez divers Insectes (Slifer et coll., 1963; Taylor et coll., 1965). Des résultats identiques ont été obtenus récemment chez les Crustacés : Denell (1962), Travis (1963), Bergquist (1963), Fahrenbach (1963), Bouligand (1964), Neville (1965).

Les auteurs en général n'ont pas donné d'interprétation de ces figures en arceaux; certains au contraire les ont attribuées à l'existence de fibrilles effectivement arquées dans les strates de la procuticule; nous avons montré dans un travail consacré à la cuticule des Crabes (1965 *a*) que la direction moyenne des fibrilles chitino-protéiques est horizontale, c'est-à-dire parallèle au plan de la cuticule, reste la même en tout point d'un plan horizontal et tourne régulièrement quand on s'élève dans son épaisseur (cf. modèle, fig. 6); dans de nombreux cas, l'angle des fibrilles avec une direction horizontale déterminée varie linéaire ment avec la cote; l'intervalle d'une strate correspond à uoe rotation de 180°. Les figures en arceaux s'obtiennent par des plans de section oblique, et on peut montrer que des échanges fibrillaires entre deux plans horizontaux distincts estompent de telles images; sans nier l'existence possible de tels échanges (chez les Crustacés Supérieurs par exemple), l'interprétation de ces figures par l'existence d'arceaux reliant des niveaux homologues de deux strates contiguës ne peut être conservée.

Bienermann (1902) conçoit la cuticule comme une alternance de lamelles fibreuses se croisant à angle droit; Hass (1916), reprenant ce modèle, précise que les fibrilles ont des dispositions arquées dans les plans horizontaux superposés; Schmidt, en 1924, observe chez *Cancer pagurus* que les fibrilles conservent la même direction dans des couches très minces et que celle-ci change très graduellement entre les couches consécutives, de sorte que deux couches séparées par une certaine distance auront leurs fibrilles croisées à angle droit et les couches intermédiaires contiendront des fibrilles dirigées selon toutes les transitions entre 0 et 90°; ce fait s'observe en changeant la mise au point dans une coupe horizontale épaisse; Schmidt possédait donc tous les éléments pour comprendre l'origine des figures en arceaux; il les a attribuées cependant à des échanges fibrillaires entre les différents plans horizontaux. Cette conception est erronée et ne saurait expliquer le fait suivant : si deux plans de coupe oblique sont symétriques par rapport à un même plan vertical, les figures en arceaux obtenues sont superposables mais les concavités des arceaux sont orientées en sens inverse.

La conception de Schmidt a été reprise par Frey-Wyssling (1953) dans son ouvrage général sur la structure du protoplasme, mais cet auteur n'aborde pas toutefois le problème des arceaux. Drach (1939, 1953), Locke (1961), Neville (1965), et Silvestri (1963) considèrent les strates

Source : MNHN, Paris

constituées de couches opaques à fibrilles horizontales séparées par des zones plus claires renfermant des fibrilles arquées parallèles entre elles; ces conceptions sont incompatibles avec le fait que des coupes faisant le même angle avec la verticale donnent les mêmes figures en arceaux quelle que soit la direction de section.

Certaines interprétations dérivent de ces conceptions : RUDALL (1963) imagine que les aspects en arceaux proviennent de la section de membranes emboîtées à la manière des feuilles en copie double qui constituent un cahier.

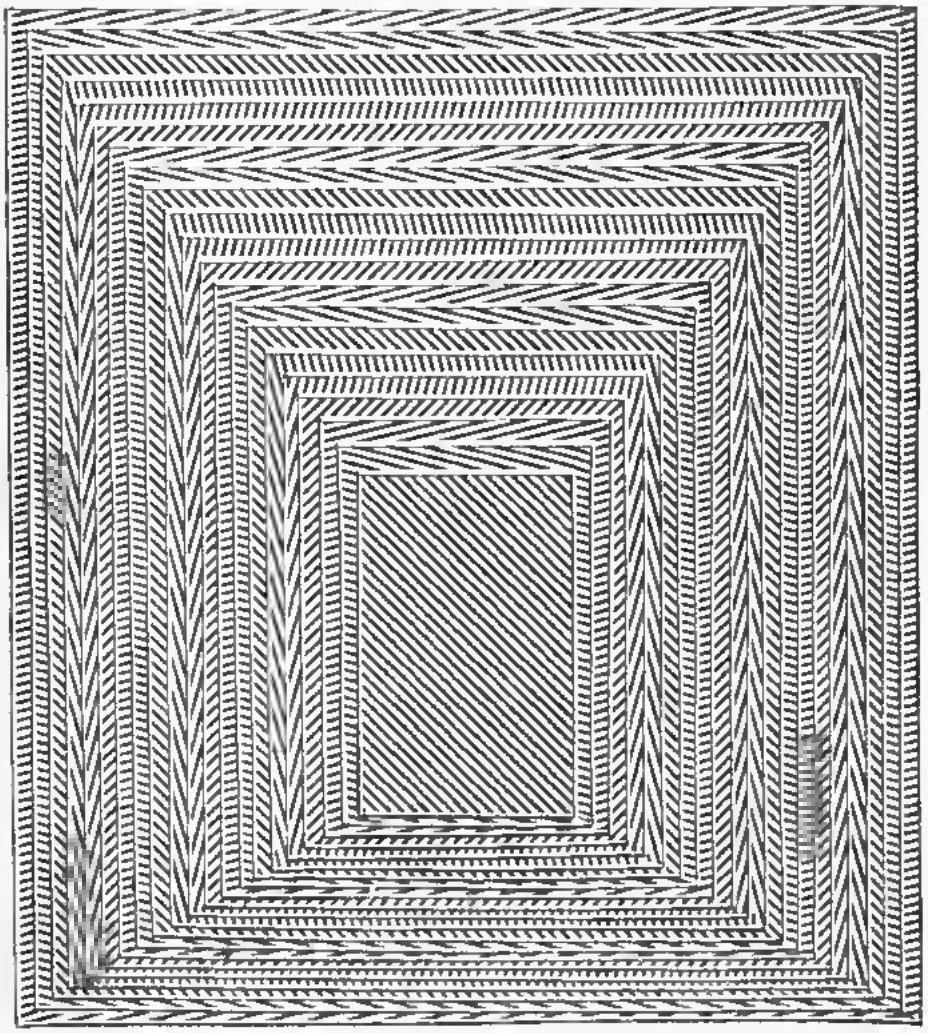


FIG. 6.

Modèle représentant la disposition des fibrilles chitinoprotéiques dans la cuticule des Crustacés; le modèle est constitué de plans superposés où sont tracées des droites parallèles équidistantes; l'angle séparant les directions dans deux plans consécutifs est constant et est choisi arbitrairement égal à 30° dans ce modèle; en coupant par des plans obliques, on obtient des images en séries parallèles d'arceaux; deux plans symétriques par rapport à un même plan vertical donnent des séries égales d'arceaux mais à concavités opposées.

Source : MNHN, Paris

Chez les Copépodes, nous avons vu que dans les secteurs sclérifiés, les coupes normales témoignent de peu d'échanges entre les plans fibrillaires consécutifs; leur dénombrement nous permet de préciser que l'angle des directions fibrillaires entre deux plans consécutifs est compris entre 15° et 60°. HAECKEL, en 1861, a dessiné des plans fibrillaires superposés dont les directions se recoupent à 60° dans les plans successifs. MEYER, en 1842, avait observé des structures analogues dans des élytres de Coléoptères où les angles de transition étaient de 45° et 90°; les travaux de ces auteurs ne signalent pas d'observation de figures en arceaux.

Nous dirons également que des images en séries d'arceaux ou figures en jets d'eau ou lamelles pennées s'observent en coupe dans d'autres matériels biologiques où elles n'avaient pas encore été interprétées correctement; nous avons consacré un travail (1965 *b*) à la révision de ces structures très différentes par leurs origines et leurs fonctions mais présentant une même particularité géométrique de leur ordonnance fibrillaire; les chromosomes des Bactéries et des Péridiniens (de HALLER et coll., 1964), la couche corticale des ovules de certains poissons Téléostéens (GÖTTING, 1964), le tissu osseux compact des Vertébrés (FRANK et coll., 1955) et la gelée qui entoure la capsule centrale de certaines espèces de Radiolaires (HOLLANDE, 1965) présentent des agencements fibrillaires comparables. Des dispositions identiques existent probablement dans la tunique de certaines Ascidies (SCHULZE, 1863) et dans les coquilles de Mollusques, mais les figures publiées ne permettent pas de trancher cette question.

La cuticule des zones souples des parasites étudiés est constituée par une différenciation de l'épicuticule alors que les zones articulaires des espèces non déformées ont une procuticule où sont nettement définies les structures en arceaux; la cuticule des zones déformées chez les parasites est donc originale; le secteur articulaire est très développé chez les parasites, mais la cuticule qui le caractérise n'est pas comparable à la cuticule articulaire des espèces libres.

Les ultrastructures épicuticulaires des parasites constituent probablement de bons caractères spécifiques; toutes les espèces de la famille des Lamippides que nous avons étudiées au microscope électronique ont des épicuticules fort différentes. La présence de villosités à la surface de l'épicuticule n'avait pas encore été signalée, à notre connaissance, chez les Arthropodes; de telles structures, absentes chez les Copépodes libres, correspondent probablement à un caractère adaptatif de l'espèce parasite à la vie dans la cavité gastrovasculaire de l'hôte; des microvillosités ont été observées sur la surface externe des cellules tégumentaires de nombreux Invertébrés; nous l'avons observé chez les Octocoralliaires, chez les Annélides Polychètes et chez certains Mollusques *(Cepaea nemoralis)*; divers auteurs ont fait des observations identiques chez d'autres Invertébrés.

Le rôle de ces villosités n'est pas connu dans chaque cas précis et on ne dispose pas encore de résultats histo-enzymatiques dans ce domaine.

Linaresia mammillifera ne possède pas de tube digestif nettement différencié et il paraît évident que l'absorption se fait au niveau du tégument dont les villosités sont adjacentes aux parois cellulaires de l'Octocoralliaire. La cuticule de *Lamippe aciculifera* est recouverte également de petites villosités, mais cette espèce possède un tube digestif bien différencié ainsi qu'un complexe buccal très actif. Les canalicules cuticulaires de *Linaresia mammillifera* ne sont pas assimilables aux « pore canals » ou

Source : MNHN, Paris

canalicules verticaux bien visibles dans la cuticule des Décapodes puisque ceux-ci n'existent pas chez les Copépodes libres.

Bresciani et Lützen ont décrit *Gonophysema gullmarensis* vivant dans la cavité péribranchiale de *Ascidiella aspersa;* il serait intéressant de connaître les ultrastructures cuticulaires de cette espèce dépourvue de tube digestif.

La cuticule des parasites très déformés pose le problème de sa croissance en surface; chez certaines espèces telles que *Nicothoe astaci* étudiée par Bocquet, Gillet et Stock, les expansions aliformes de certains métamères s'accroissent de façon continue indépendamment de toute mue; ce mode de croissance semble exister chez tous les parasites très déformés; cependant, nous pouvons préciser chez les Lamippides que si une telle croissance intervient manifestement au cours des périodes d'intermue, ceci n'exclut pas l'existence d'une mue chez la forme parasite séparant un stade juvénile dépourvu d'orifices génitaux et le stade adulte; dans cette famille, si l'espèce est sans dimorphisme sexuel, le mâle, la femelle et le jeune se distinguent seulement par les orifices génitaux mâles, femelles ou leur absence; la taille est différente, mais la morphologie buccale, appendiculaire et furcale est la même; s'il y a dimorphisme sexuel, les stades juvéniles ont une morphologie appendiculaire de mâle adulte; ces faits nécessitent une mue entre le stade jeune et l'adulte; étant donné la disposition des sclérites engagés sous l'épaisse épicuticule, la mue intéresse nécessairement la totalité du tégument.

La similarité des structures sensorielles au niveau des appendices antérieurs chez les Copépodes et les Insectes nous fait penser qu'elles sont de même nature dans l'ensemble des Arthropodes; chez les Invertébrés autres que les Arthropodes et chez les Vertébrés, les cellules sensorielles renferment des dérivés centrosomiens typiques; les Arthropodes semblent être le seul groupe où ces architectures centrosomiennes soient profondément et systématiquement modifiées lorsqu'elles sont situées sous la cuticule.

Tous les muscles des Copépodes libres sont striés sans exception, y compris ceux du mésentéron.

Nos observations confirment l'existence de fibres musculaires non striées ou à striation estompée chez les Copépodes parasites; Capart (1948) décrit chez *Lernaeocera branchialis* des systèmes de fibres très chromatiques, non striées, attachées entre différents points du tégument de la femelle adulte; le long du mésentéron, la musculature se compose de deux couches non striées de fibres longitudinales et transversales et d'une série de muscles striés transversaux plus externes. Cet exemple est à rapprocher des muscles lisses observés au niveau de l'intestin par Bresciani et Lützen chez certaines espèces parasites d'Annélides Polychètes.

Les remaniements des muscles dus au parasitisme sont très profonds; il est encore difficile d'interpréter les ultrastructures observées dans les ailes de *Notopterophorus.*

La tunique musculaire circulaire qui tapisse intérieurement le tégument des Lamippides est attachée par des tonofibrilles s'insérant au niveau des stries Z de celles-ci; ce fait est intéressant parce que, dans ce cas particulier, sans aucun doute possible, il ne peut y avoir continuité entre les tonofibrilles et les myofibrilles; cette question, qui est résolue directement par l'observation des terminaisons des fibres longitudinales au micro-

Source : MNHN, Paris

scope électronique a été un problème pour les cytologistes au début du XX^e siècle; plusieurs auteurs, dans des travaux récents sur des matériels fort divers, sont d'accord pour affirmer cette discontinuité (COUTEAUX, 1959 ; BOULIGAND, 1962 ; AUBER, 1963).

Il est intéressant de noter que les attaches des muscles longitudinaux permettent de repérer les limites métamériques chez des espèces où le plan d'organisation copépodienne a été complétement effacé par les déformations parasitaires qui affectent la morphologie de l'adulte; nous avions observé sans recherche histologique le parallélisme des dispositions segmentaires de *Lamippe faurei* et *Linaresia mammillifera* (Bouligand et Delamare Deboutteville, 1959) ; le plan de composition segmentaire qui en résulte a été confirmé par l'étude de la disposition des muscles (1965).

CONCLUSIONS

La métamorphose parasitaire est accompagnée chez les Copépodes par de profonds remaniements de l'épicuticule et des structures musculaires; l'épicuticule présente les caractéres de multiples adaptations à la vie liée à un hôte; les muscles subissent des involutions de la striation qui demeurent parfois délicates à interpréter; les dispositions musculaires longitudinales peuvent renseigner sur la composition métamérique altérée dans la morphologie.

Les structures tonofibrillaires ne sont pas modifiées chez les parasites; il en est de même pour les terminaisons sensorielles.

Cette étude devra être poursuivie de manière comparée chez d'autres Copépodes et d'autres Arthropodes en suivant si possible le développement de la cutícule parasitaire ainsi que les réactions enzymatiques dont celle-ci pourrait être le siége.

***

REMERCIEMENTS.

Ce travail est le développement d'une note présentée en 1964, à Rome au premier Congrés International de Parasitologie. Je tiens à remercier MM. A. Chabaud et Cl. Delamare Deboutteville, Professeurs au Muséum National d'Histoire Naturelle, qui m'ont permis de participer à cette réunion et m'ont encouragé dans cette recherche.

Travail effectué aux Laboratoires de Zoologie et de Botanique de l'E. N. S., 24, rue Lhomond, Paris 5^e, et au Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, Pyrénées-Orientales, France.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

AUBER J. — 1963. Ultrastructure de la jonction myoépidermique chez les Diptères. *J. de Microscopie*, **2**, 325-336.

BERGQUIST M. — 1962. Kutikula-Bildung am Homarus-Embryonen. *Anat. Anzeiger*, **111**, 348-362.

BIEDERMANN W. — 1902. Über die Struktur des Chitins bei Insekten und Crustaceen. *Anat. Anzeiger.* **21**, 485-490.

BOCQUET Ch., GUILLET J. et STOCK J.-M. — 1958. Sur le développement des expansions allformes du Copépode *Nicothoe astaci* (Audouin et Milne-Edward). *C. R. Ac. Sc. de Paris*, **246**, 836-838.

BOULIGAND Y. — 1960. *a*) Notes sur la famille des *Lamippidae*, *Crustaceana*. Amsterdam, **1**, 258-278.

BOULIGAND Y. — 1960. *b*) Sur l'organisation des Lamippides. *Vie et Milieu*, **11**, 335-380.

BOULIGAND Y. — 1962. Les ultrastructures du muscle strié et de ses attaches chez les Cyclops (Crustacés Copépodes). *J. de Microscopie*, **1**, 377-394.

BOULIGAND Y. — 1963. Les ultrastructures musculaires des Copépodes. II. Membrane sarcoplasmique, réticulum sarcoplasmique et jonction neuro-musculaire chez les Cyclops. *J. de Microscopie*, **2**, 197-212.

BOULIGAND Y. — 1964. Les ultrastructures musculaires des Copépodes. — III. Nature de la bande de contraction CM des sarcomères. *J. de Microscopie*, **3**, 697-710.

BOULIGAND Y. — 1965. Recherches récentes sur les Copépodes associés aux Anthozoaires, *Symp. Zool. Soc. London*, **16**, 267-306.

BOULIGAND Y. et DELAMARE DEBOUTTEVILLE Cl. — 1959. *Lamippella faurei* n. g. n. sp., considérations morphologiques sur la famille des Lamippides, Copépodes parasites des Octocoralliaires. *C. R. Ac. Sc. de Paris*, **249**, 1807-1809.

BRESCIANI J. et LÜTZEN J. — 1960. *Gonophysema gullmarensis (Copepoda parasitica).* A study of an endoparasite living in the Ascidian *Ascidiella aspersa*. — I. Anatomy. *Cahiers de Biologie marine*, **1**, 157-184.

BRESCIANI J. et LÜTZEN J. — The anatomy of a parasitic Copepod, *Saccopsis steenstrupi* n. sp. *Crustaceana*, **3**, 9-23.

BUCHHOLZ R. — 1869. Beiträge zur Kenntniss der Innerhalb der Ascidien lebenden parasitischen Crustaceen des Mittelmeeres. *Zeitsch. Wiss. Zool.* **19**, 99-155.

CAPART A. — 1948. Le *Lernaeocera branchialis*. *La cellule*, **52**, 159-212.

COUTEAUX R. — 1959. Observations sur l'ultrastructure de la jonction musculotendineuse, *C. R. Ac. Sc. de Paris*, **249**, 964-966.

DENELL R. — 1960. Integument and exoskeleton. *Physiology of Crustacea* (édité par Waterman, T. H, Acad. Press., London, New York), **1**, 449-472.

DRACH P. — 1939. Mue et cycle d'Intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. Océanogr.*, **19**, 103-391.

DRACH P. — 1953. Structure des lamelles cuticulaires chez les Crustacés. *C. R. Ac. Sc. de Paris*, **237**, 1772-1774.

FAHRENBACH W.-M. — 1963. Communication personnelle.

FRANK R., FRANK P., KLEIN M. et FONTAINE R. — 1955. Microscopie électronique de l'os compact humain. *Arch. Anatomie Micr.*, **44**, 191-206.

HAECKEL E. — 1864. Beiträge zur Kenntnis der Corycaeiden. *Jena Z. Med. Naturwiss.*, **1**, 61-112.

HALLER G. de, KELLENBERGER E., ROUILLER Ch. — 1964. Étude au microscope électronique des plasmas contenant de l'acide désoxyribonucléique. *J. de Microscopie*, **3**, 627-642.

Source : MNHN, Paris

HASS. — 1916. Über die Struktur des Chitins bei Arthropoden. *Arch. Anat. Physiol Abt.*, 295-338.

HOLLANDE A. — 1965. Communication personnelle.

LANGERON M. — 1942. *Précis de Microscopie.* 6e édition, Masson, 1 vol., 1340 p., 386 fig.

LANGNER E. — 1937. Untersuchung an Tegument und Epidermis bei Diplopoden. *Zool. Jahrbuch. Anat.*, **63**, 483-541.

LOCKE M. — 1961. Pore canals and related structures in Insect cuticle. *J. of Biophys. Biochem. Cytol.*, **10**, 589-618.

MEYER H. — 1842. Über dem Bau der Hornschale des Käfer. *Arch. Anat. Physiol. Wiss. Med.*, 12-16.

MÜLLER H. et STERBA G. — 1963. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über Bildung und Struktur der Eihüllen bei Knochenfischen. II. — Die Eihüllen jüngerer und älterer Oozyten von *Cynolebias belotti* Steindachner *(Cyprinodontidae). Zool. Jb. Anat.*, **80**, 469-488.

RUDALL K. M. — 1963. The chitin protein complex of Insect cuticles. *Advances in Insect Physiology* (édité par Beament J. W. *et al.*, Acad. Press, London, New York), **1**, 257-313.

SCHNIDT W. J. — 1924. Die Bausteine des Tierkörpers im polarisierten Lichte. Bonn.

SCHULZE F. E. — 1863. Über die Struktur des Tunicatenmantels und sein Verhalten im polarisirten Lichte. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, **12**, 175-188.

SILVESTRI F. — 1903. *Acari, Myriapoda* et *Scorpiones hucusque in Italia reperta. Classis Diplopoda*, **1**, *Segmenta, Tegumentum, Musculi*, 272 p., Vesuviano, Portici.

SLIFER E. M. et SEKKON S. S. — 1963. Sense organs on the antennal flagellum of the small milkweed Bug *Lygaeus kalmi* Stal *(Hemiptera, Lygaeidae) J. of Morphology*, **112**, 165-193.

SLIFER E. M. — 1961. The fine structure of Insect sense organs. *Intern. Rev. Cytology*, **11**, 125-159.

TAYLOR R. L. et RICHARDS A. G. — 1965. Integumentary changes during moulting of Arthropods with special references to the subcuticle and ecdysial membrane. *J. of Morphology*, **116**, 1-22.

TRAVIS D. F. et FRIBERG U. — 1963. The deposition of skeletal structure in the Crustacea, VI. — Microradiographic studies of the exoskeleton of the Crayfish *(Orconectes viridis* Hagen*). J. of Ultrastructure Research*, **9**, 285-301.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Achevé d'imprimer le 15 septembre 1966

Printed in France. *Le Directeur-Gérant :* Prof. CHABAUD

Imp. LAHURE, 9, rue de Fleurus, Paris-VI^e^. — 58949.
Dépôt légal. — 3^e^ trimestre 1966.

Source : MNHN, Paris

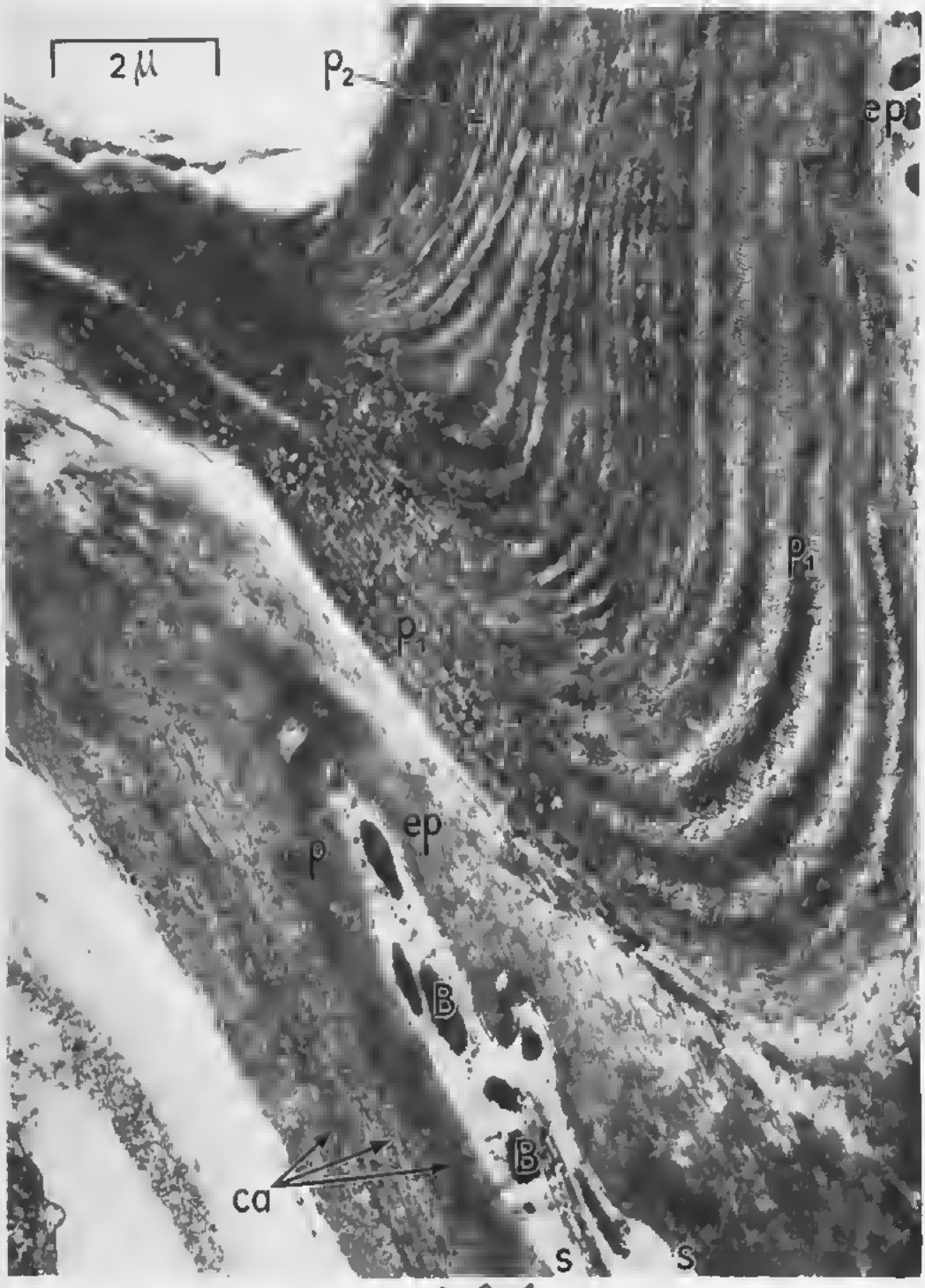
PLANCHES

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

Ultrastructure de la cuticule chez *Acanthocyclops viridis*, à la limite séparant deux segments consécutifs; on observera la couche externe de la procuticule dont les strates présentent des distributions fibrillaires en arceaux très caractéristiques; *B :* bactéries; *ca :* cuticule articulaire; *ep :* épicuticule; p_1 et p_2: couches externe et interne de la procuticule; *s :* membrane opaque limitant extérieurement l'épicuticule. (Fixation osmiée.)

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

Cuticule d'*Acanthocyclops viridis* *a*, *b* et de *Clausocalanus arcuicornis* *c* ; *a* : cuticule articulaire ; *b* : secteur sclérifié ; *c* : agencement ultrastructural de la zone p_2 chez un Calanide ; *B* : bactérie ; *ep* : épicuticule ; p_1 et p_2 : zones externe et interne de la procuticule ; *s* : limite externe de la procuticule. (Fixation osmiée.)

Source : MNHN, Paris

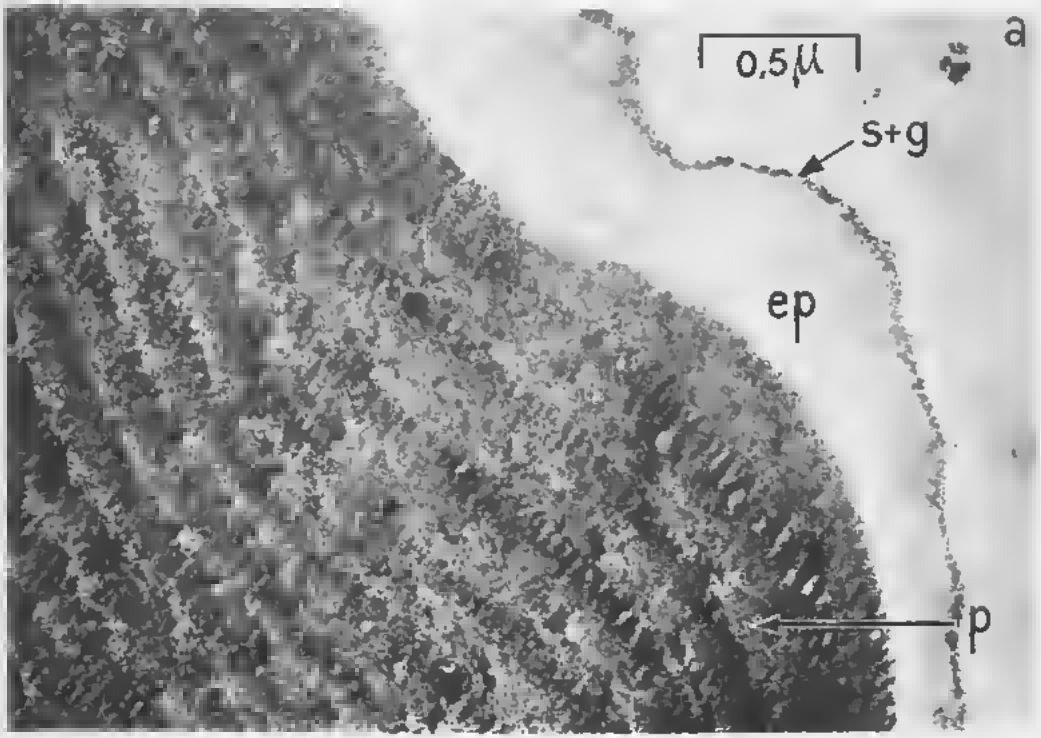
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

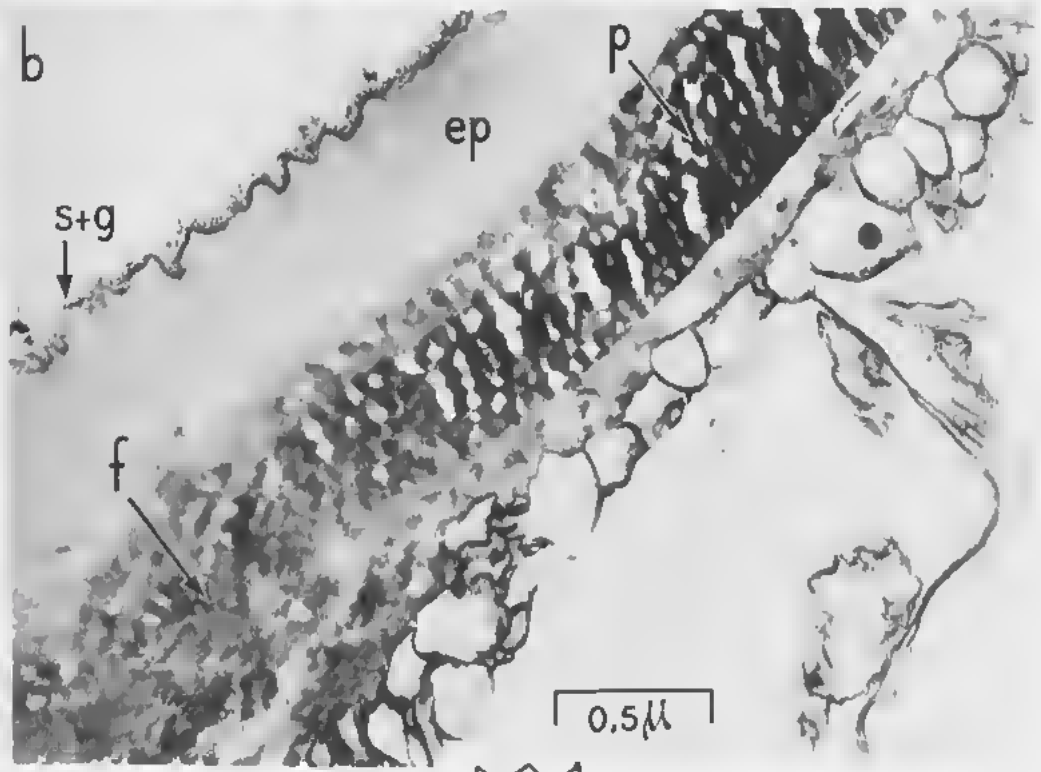
Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

Cuticule de *Lamippe rubicunda* ; *a* : coupe d'un sclérite ; *b* : coupe d'une limite floue entre secteurs sclérifié et articulaire ; *ep* : épicuticule ; *f* : dépôt sous l'épicuticule ; *p* : procuticule ; *s+g* : membrane opaque limitant l'épicuticule et saupoudrée généralement de granules denses aux électrons. (Fixation permanganique.)

Source : MNHN, Paris





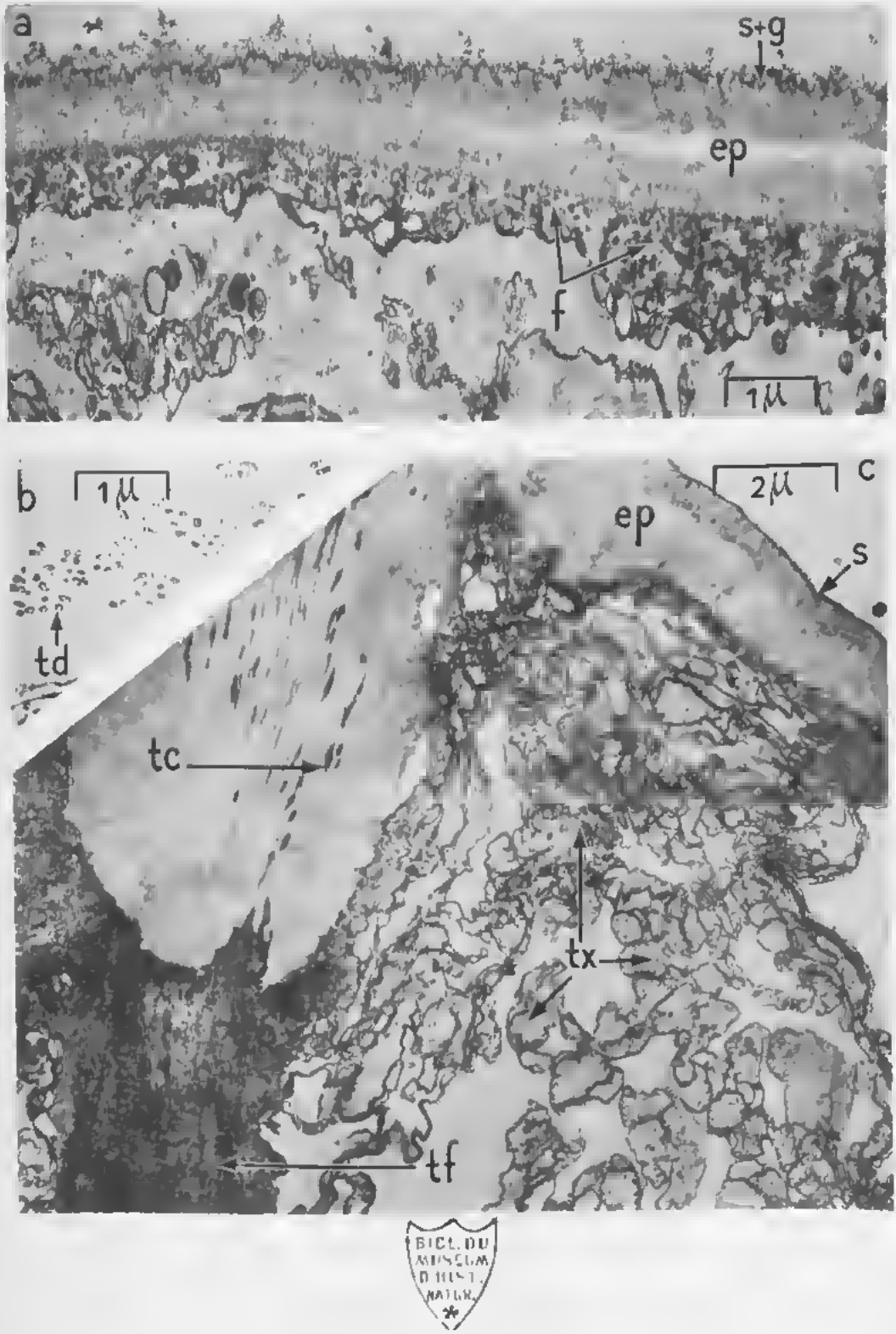
BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV

Cuticule de *Lamippe rubicunda a* et *Notopterophorus elongatus b*, *c* ; *ep* : épicuticule; *f* : dépôt sous *ep* ; *g* : granules denses dispersés sur l'épicuticule; *s* : membrane formant la limite externe de l'épicuticule; *te* : prolongements tonofibrillaires inclus dans l'épicuticule; *td* : coupe transversale de *te* ; *tf* : tonofibrilles; *tx* : tissu lacunaire des ailes de *Notopterophorus*. (Fixations permanganique *a* et osmiée *b*.)

Source : MNHN, Paris



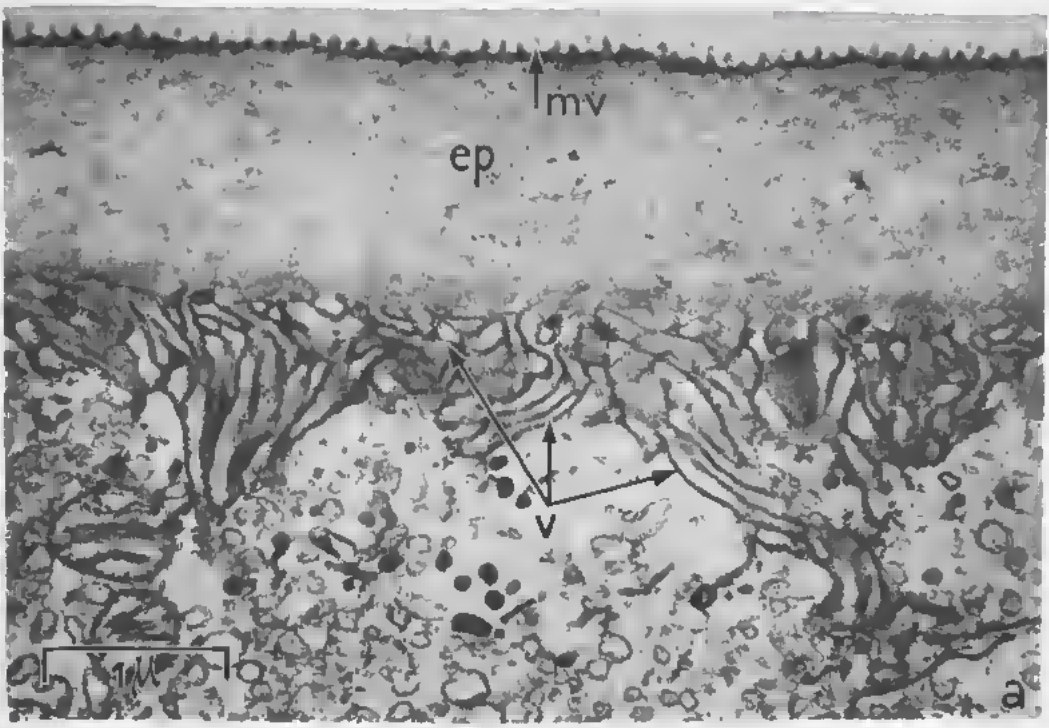
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

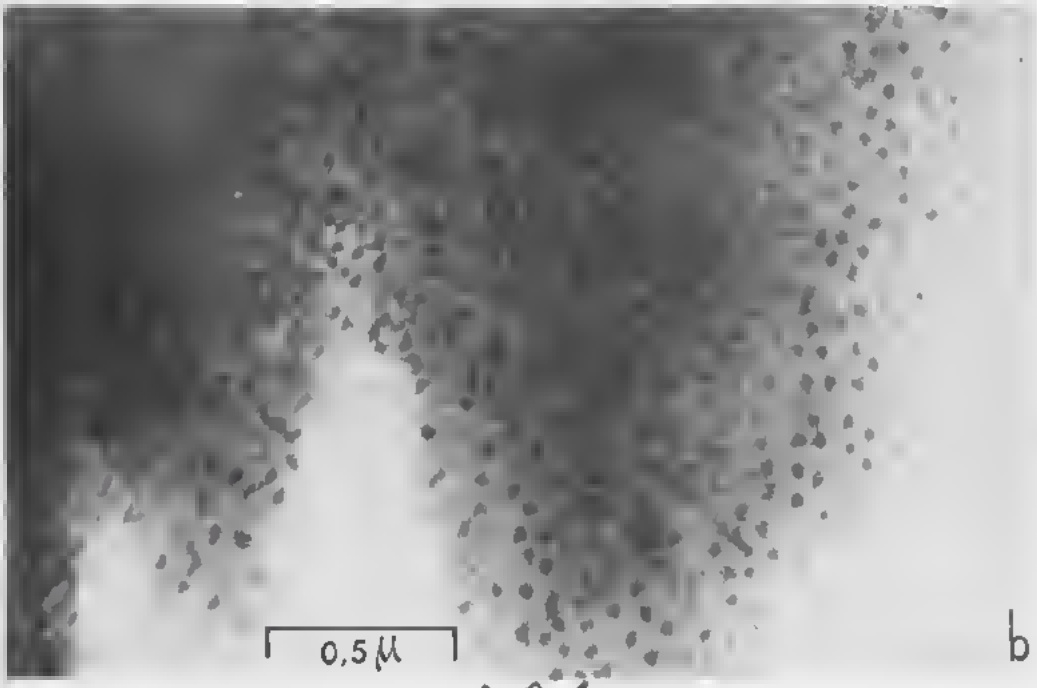
Source : MNHN, Paris

PLANCHE V

Cuticule de *Lamippe aciculifera* : *a* : coupe normale à la cuticule; *b* : coupe tangentielle des microvillosités; *ep* : épicuticule; *mv* : microvillosités différenciées au niveau de la membrane externe de l'épicuticule; *v* : villosités et replis de la membrane plasmique externe de l'épiderme. (Fixation osmiée.)

Source : MNHN, Paris





BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI

Contact entre le parasite *Linaresia mammillifera* et les cellules endodermiques de l'hôte *Paramuricea chamaeleon* ; *ep* : épieuticule; *h* : cellules endodermiques parasitées; *Li* : tissus du parasite; *mv* : microvillosités. (Fixation osmiée.)

Source : MNHN, Paris

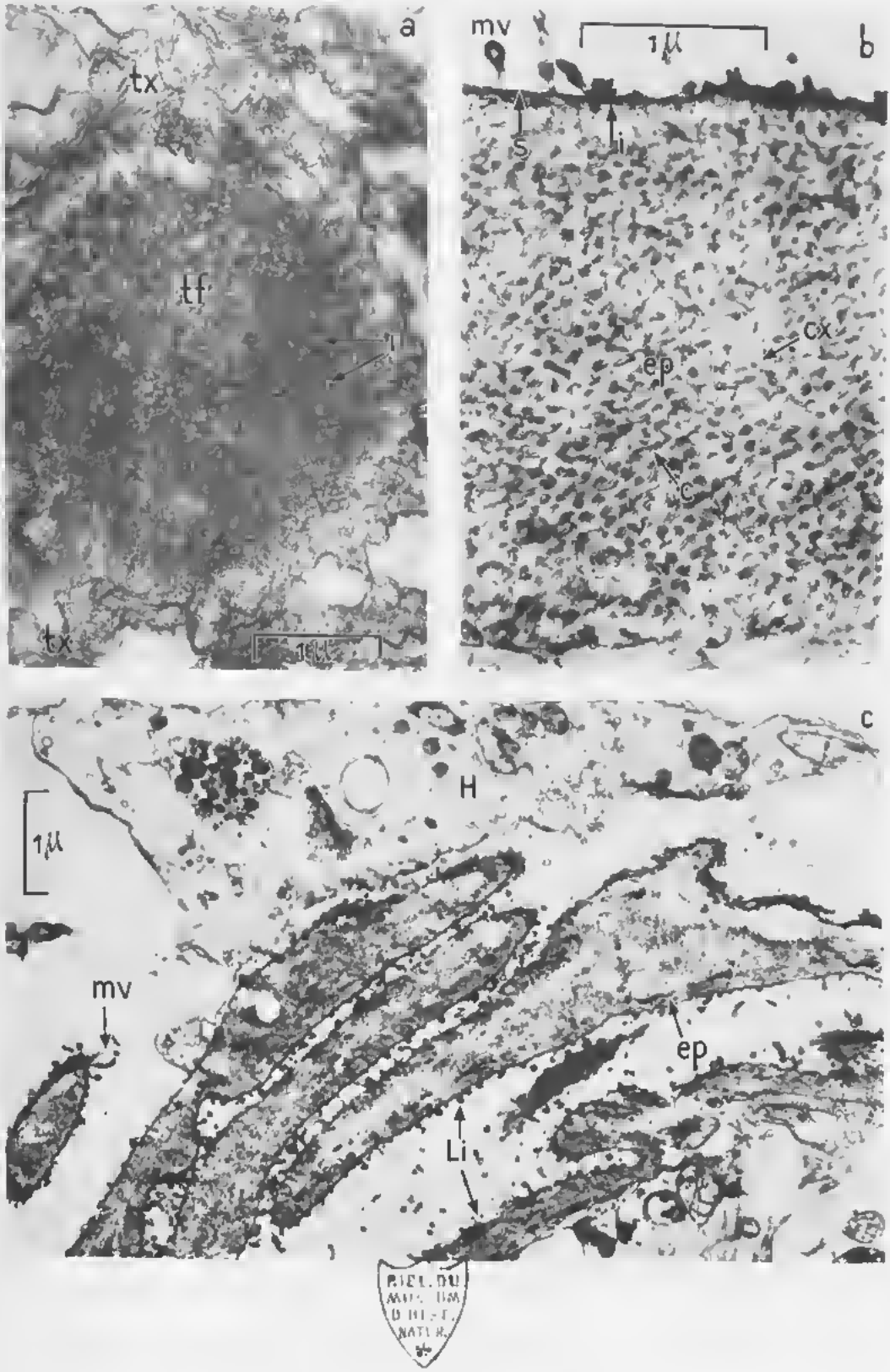
BIBL DU MUSEUM D'HIST. Nat.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

a : attache entre la cuticule et le tissu lacunaire des ailes de *Notopterophorus* femelle adulte; *b, c* : cuticule de *Linaresia mammillifera* femelle adulte; *c* : canalicules parcourant l'épaisseur de l'épicuticule et renfermant chacun un filament axial; *cx* : débris d'aspect cristallin répartis électivement au niveau de l'épicuticule de *Linaresia mammillifera*; *ep* : épicuticule; *h* : cellules de l'hôte *Paramuricea chamaeleon*; *i* : intervalle séparant la couche canaliculaire et la membrane superficielle différenciée en villosités; *it* : invagination de la membrane plasmique externe groupant les tonofilaments qui lui sont liés; ces invaginations contiennent une structure axiale dense aux électrons; *Lt* : cuticule de *Linaresia* coupée au niveau des rides transversales d'une expansion latérale de la femelle adulte; *mv* : microvillosités de l'épicuticule pénétrant plus ou moins les cellules de l'hôte. (Fixation osmiée.)

Source : MNHN, Paris

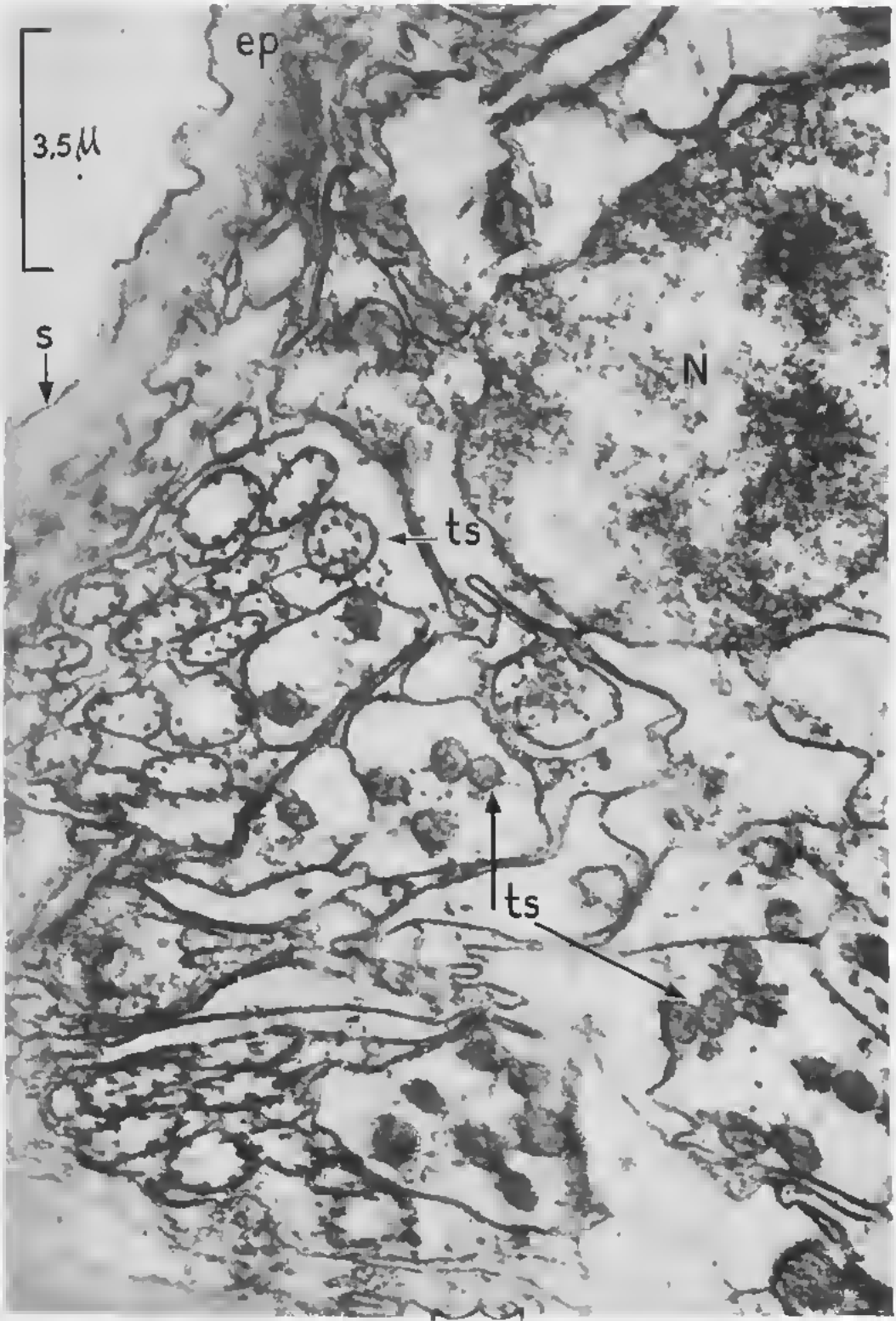


Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII

Coupe d'antennule de *Lamippe rubicunda*; *ep* : épicuticule; *N* : noyau; *s* : limite externe de l'épicuticule; *ts* : terminaisons sensorielles coupées à différents niveaux. (Fixation osmiée.)

Source : MNHN, Paris



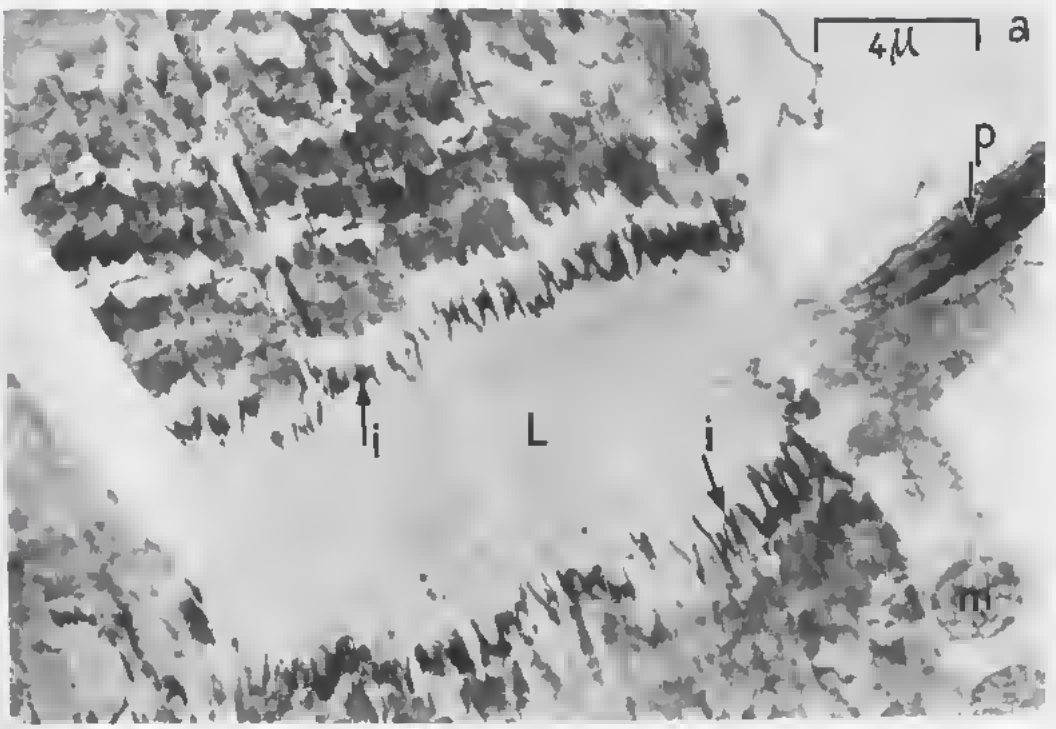
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

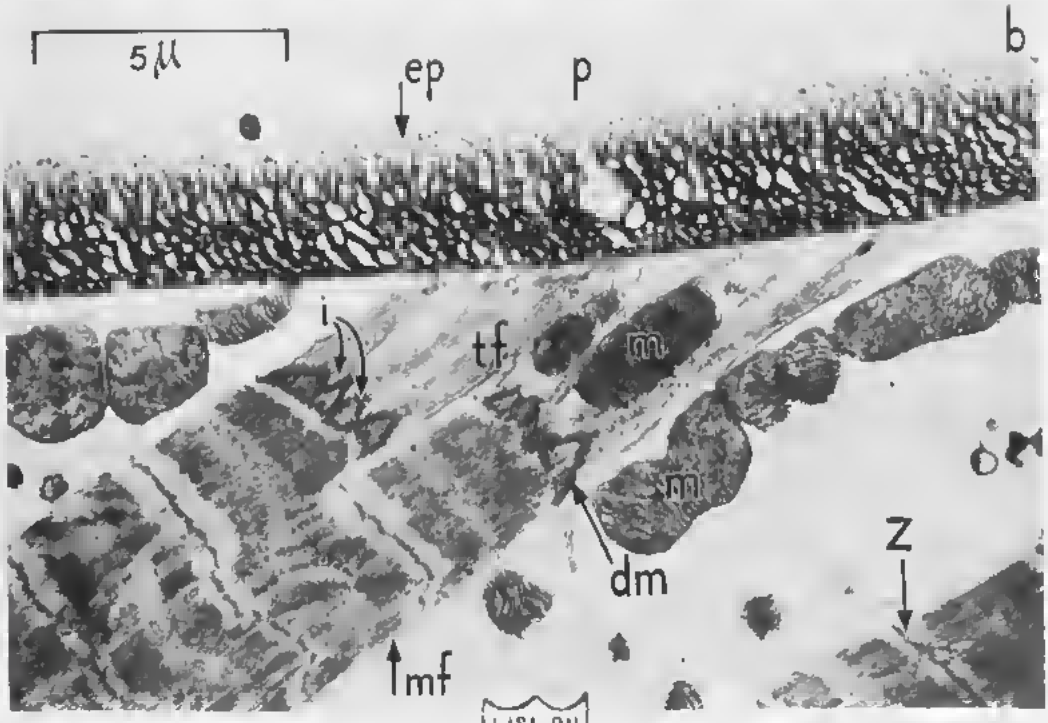
Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

a : interruption d'un muscle longitudinal de *Acanthocyclops* par un disque ligamentaire lié à la procuticule située à la limite de deux segments consécutifs; *b* : attaches musculaires chez la même espece; *dm* : doubles membranes limitant les extrémités des myofibrilles; *ep* : épicuticule; *i* : indentation des extrémités des fibrilles musculaires dans les structures ligamentaires; *L* : disque ligamentaire; *m* : mitochondrie; *mf* : myofibrille; *p* : procuticule; *tf* : tonofibrilles; *Z* : strie Z. (Fixation osmiée.)

Source : MNHN, Paris





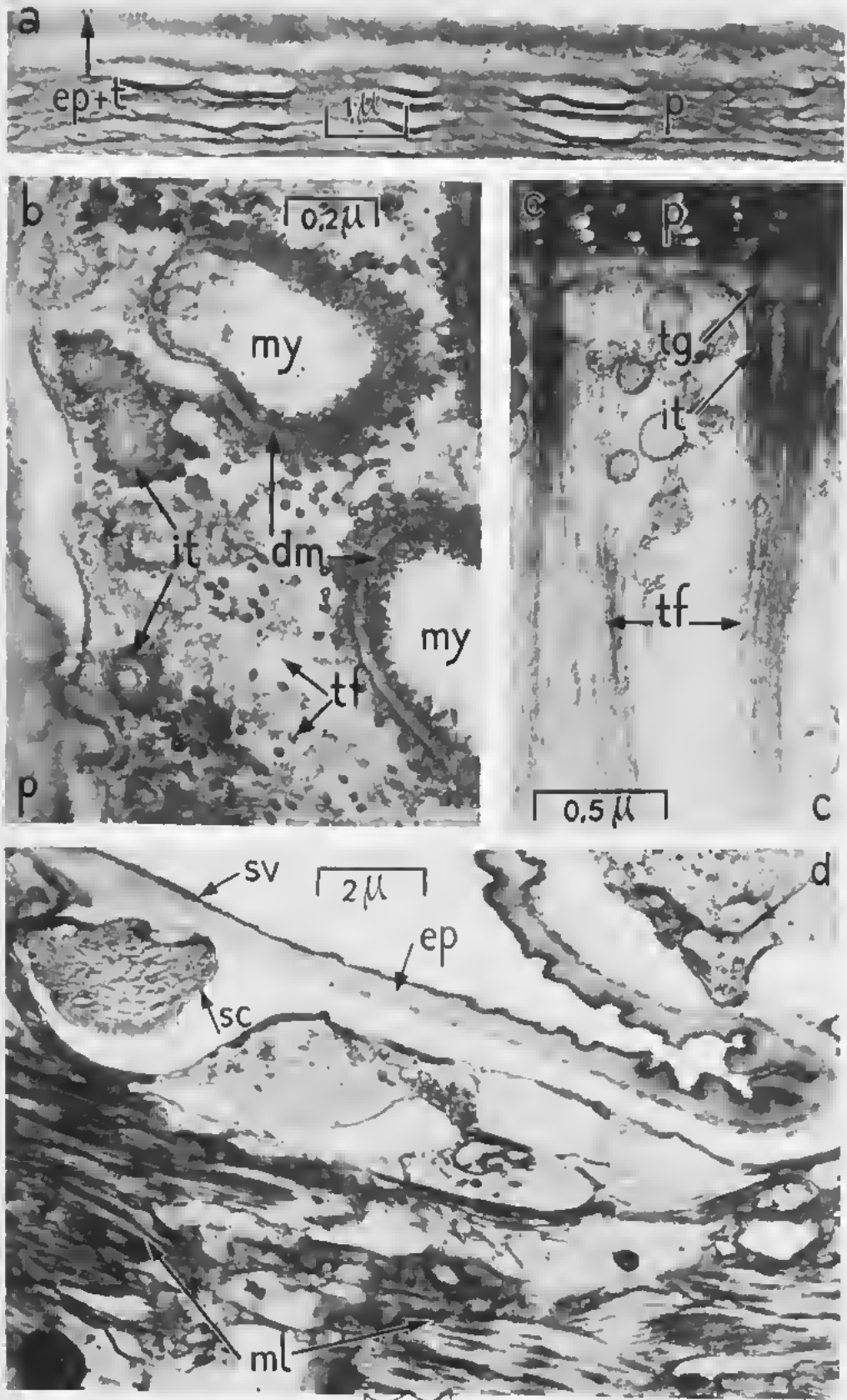
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE X

a : cuticule de *Lichomolgus pteroidis* ; *b* : coupe subtransversale des attaches musculaires chez *Acanthocyclops viridis* ; *c* : rapport des tonofilaments et de la cuticule chez *Cyclops sp.* ; *d* : coupe de *Lamippe aciculifera* ; rapports de l'épicuticule et d'un sclérite ; *dm* : doubles membranes en opposition limitant la cellule musculaire et la cellule à tonofilaments ; *ep* : épicuticule ; *il* : invagination de la membrane plasmique externe de l'épiderme groupant les tonofilaments qui lui sont liés ; *ml* : musculature pratiquement lisse ; *my* : cytoplasme musculaire ; *p* : procuticule ; *sc* : sclérite ; *sv* : ensemble de villosités limitant l'épicuticule ; *t* : tubule ; *tf* : tonofilaments. (Fixation osmiée.)

Source : MNHN, Paris

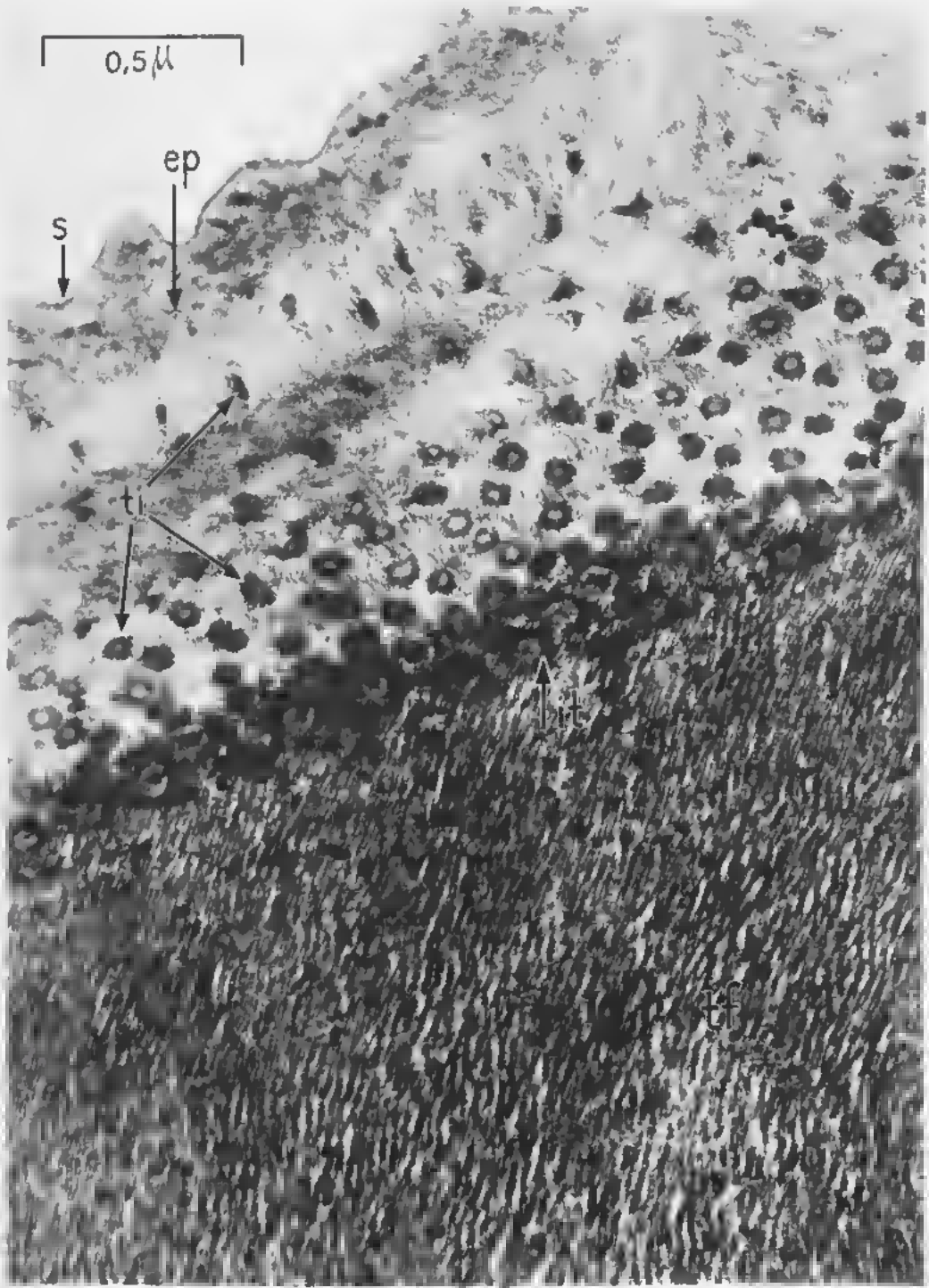


Source : MNHN, Paris

PLANCHE XI

Ensemble de tonofilaments insérés sur un secteur articulaire de la cuticule de *Acanthocyclops viridis*; *ep* : épicuticule; *tf* : insertion des tonofilaments sur des invaginations de la membrane plasmique externe de la cellule à tonofilaments; ces invaginations possèdent une structure axiale; *pa* : procuticule à arceaux; *tf* : tonofilaments; *ti* : prolongements des tonofibrilles dans l'épaisseur de la cuticule. (Fixation osmiée.)

Source : MNHN, Paris

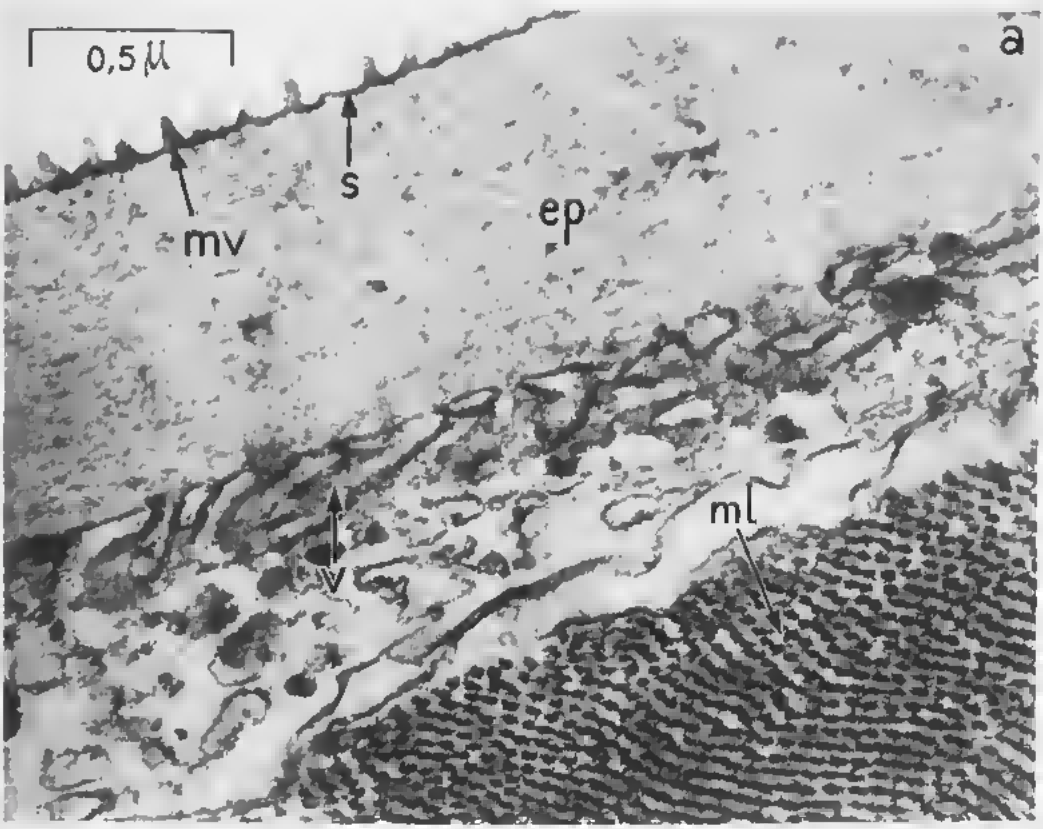


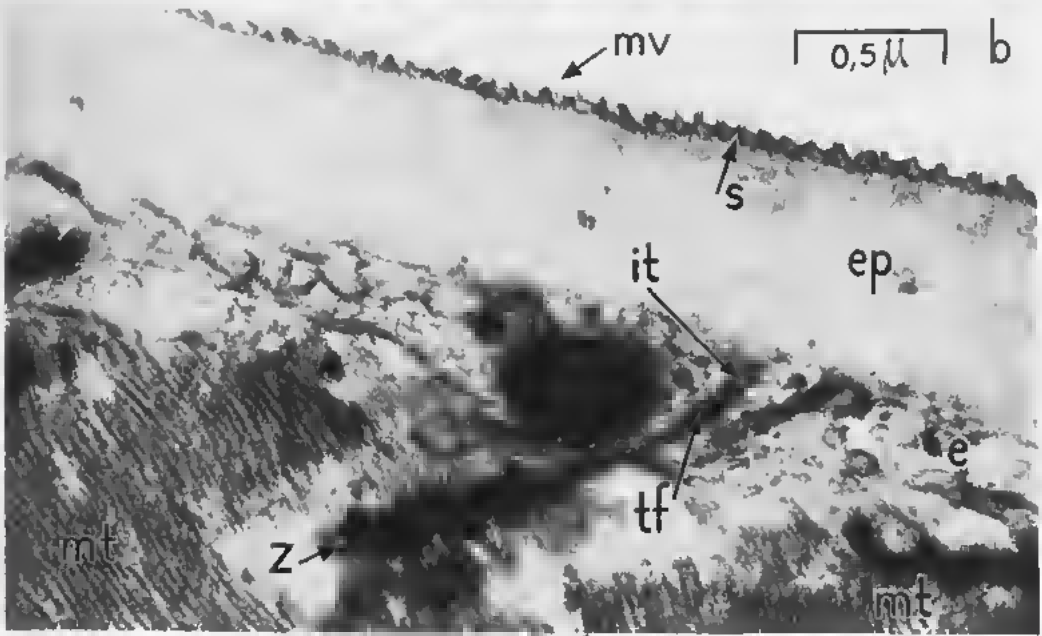
Source : MNHN, Paris

PLANCHE XII

Cuticule et musculature chez *Lamippe aciculifera* ; *a* : ordonnance régulière subhexagonale des filaments d'une fibre longitudinale; *b* : fibre transversale et attaches à la cuticule; les insertions tonofibrillaires existent électivement au niveau des stries Z; *e* : épiderme; *ep* : épicuticule; *il* : invagination de la membrane plasmique externe de l'épiderme; les tonofilaments sont groupés autour de cette invagination à laquelle ils sont liés; *ml* : fibre musculaire longitudinale; *mt* : fibre transversale; *mv* : microvillosités superficielles de l'épicuticule; *s* : membrane externe de l'épicuticule; *tf* : tonofibrilles; *v* : villosités et replis de la membrane plasmique externe des cellules épidermiques; *Z* : strie Z.

Source : MNHN, Paris





BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris